

**Häckningsförflyttning hos den hotade östersjöejdern
(*Somateria mollissima*): effekter av predationsrisk,
individuella egenskaper och individhistoria**

Pro gradu-avhandling

Jens Skog

Miljö- och marinbiologi

Fakulteten för naturvetenskaper och teknik

Åbo Akademi

Vintern 2019

Åbo Akademi

Fakulteten för naturvetenskaper och teknik

Miljö- och marinbiologi

Vintern 2019

Jens Skog

Häckningsförflyttning hos den hotade östersjöejdern (*Somateria mollissima*): effekter av predationsrisk, individuella egenskaper och individhistoria

Pro gradu-avhandling, 55 s.

Nyckelord: Häckningsförflyttning, predationsrisk, boplatssval, häckningserfarenhet, kroppskondition, relativ hjärnstorlek, kognitiv förmåga, djärvhet, social information, *Somateria mollissima*

Abstrakt

Häckningsförflyttning som beskrivs som spridning mellan boplatser kan påverkas av predationsrisk, habitat, individuella egenskaper, häckningserfarenhet och social information. Det råder brist på forskning som analyserar dessa faktorer påverkan på häckningsförflyttning och speciellt på hur samverkan av dessa faktorer inverkar på denna. Målet med denna studie var att klarlägga vilka faktorer som påverkar häckningsförflyttning och som studieobjekt användes ejdern (*Somateria mollissima*). Ejdern lämpar sig väl för att studera häckningsförflyttningens mekanismer p.g.a. dess begränsade häckningsförflyttning som eventuellt gör den sårbar för förändringar i miljön. Fältarbetet utfördes i skärgården utanför Tvärminne zoologiska station i maj och juni år 2017. Dessutom utökades materialet med data som insamlats sedan år 1990. Ådorna fångades vid boet och koordinaterna för bona registrerades med en GPS. Med hjälp av GPS bestämningen kunde sedan häckningsförflyttningen mellan olika år mätas. Häckningsförflyttning inom ön och byte av ö analyserades skilt för sig för att utöka sampelstorleken för öbyte samt för att östorlek skulle ha en meningsfull koppling till häckningsförflyttning inom ön. Resultaten visade att hög predationsrisk ökade häckningsförflyttningen inom ön och sannolikheten för att en åda skall byta ö när den öspecifika bopredationsrisken var hög. Dock minskade sannolikheten för öbyte när det årliga predationstrycket på häckande ådor var hög. Tidigare häckningsframgång minskade distansen på häckningsförflyttningen och sannolikheten för att byta ö. Yngre ådor och individer i sämre kroppskondition bytte ö mer sannolikt, men inom holmen hade ådor med bättre kroppskondition längre häckningsförflyttningsavstånd. Artfränders högre häckningsframgång och högre häckningstäthet (social information) minskade på häckningsförflyttningen. Habitatet påverkade häckningsförflyttningen så att ådor häckade närmare fastlandet efter att de bytt ö. Förflyttningsbeteendet är en ytterst viktig mekanism för att arter ska kunna anpassa sig till en förändrad miljö och därför skulle det vara intressant att i framtiden analysera konsekvenserna av förflyttningen.

Åbo Akademi University

Faculty of Science and Engineering
Environmental- and Marine Biology
Winter 2019

Jens Skog

Breeding dispersal of the threatened common eider (*Somateria mollissima*): effects of predation risk, individual state and life-history traits

M.Sc. Thesis, 55 pp.

Key words: Breeding dispersal, predation risk, nest-site selection, breeding experience, body condition, relative brain size, cognitive ability, boldness, social information, *Somateria mollissima*

Abstract

Breeding dispersal, defined as subsequent movement between nesting sites, may be affected by predation risk, habitat, individual traits, breeding experience and social information. The combined and interactive effects of these factors on breeding dispersal have rarely been examined. The aim of this study was to elucidate which factors are affecting breeding dispersal and the eider (*Somateria mollissima*) was used as the study species. Eiders are well suited to study the mechanisms of breeding dispersal, because their breeding dispersal is limited. This may also make eiders vulnerable to changes in the environment. The study was conducted in the archipelago surrounding Tvärminne Zoological Station during May and June 2017. The data were augmented with corresponding data collected since 1990. Female eiders were captured at the nest and nest coordinates were recorded using a GPS. GPS-recorded nest positions allowed measurements of breeding dispersal between years. Breeding dispersal within islands and probability of changing nesting islands were analysed separately, so as to extend sample size for the analysis of island switching, and to allow meaningful analysis of breeding dispersal as a function of island area. The results showed that high predation risk increased breeding dispersal within islands, and increased the probability of an eider female changing islands when island-specific nest predation risk was high. However, the probability of changing islands was lower when the annual predation pressure on incubating females was high. Breeding dispersal distances and the probability of changing islands generally decreased with advancing age. Younger females and individuals in poor body condition were more likely to change nesting islands, but females in good body condition had longer dispersal distances within islands. Higher nesting success of conspecifics and higher breeding density (social information) decreased breeding dispersal distances. Breeding dispersal was related to large-scale habitat characteristics so that females were nesting more close to the continent after changing island. Dispersal behaviour is an important mechanism allowing species to respond to a changed environment, and it would therefore it would be particularly interesting to study the consequences of breeding dispersal in the future.

Innehåll

1 Inledning	1
1.1 Häckningsförflyttning.....	1
1.2 Faktorer som påverkar häckningsförflyttning	2
1.2.1 Predationsrisk och boplatsens habitat	2
1.2.2 Individuella egenskaper	4
1.2.3 Ålder och tidigare häckningsframgång.....	6
1.2.4 Social information via artfränder	7
1.3 Ejdern.....	9
1.3.1 Ejderens ekologi	9
1.3.2 Häckningsförflyttning hos ejder	9
1.4 Målsättningar och hypoteser.....	10
2 Material och metoder	11
2.1 Fältarbetet	11
2.1.1 Forskningsområde och tidpunkt.....	11
2.1.2 Märkning av bon.....	12
2.1.3 Predationsrisk och boets täckningsgrad	13
2.1.4 Häckningsframgång	14
2.1.5 Individuella egenskaper	15
2.2 Geografiskt data.....	16
2.2.1 Förflyttningsavstånd, avstånd till fastland och häckningstäthet	16
2.2.2 Öns exponering och skogstäcke.....	17
2.3 Statistisk analys	17
2.3.1 Häckningsförflyttning under på varandra följande år inom samma holme	17
2.3.2. Faktorer som påverkar sannolikheten för att byta häckningsholme	21
3 Resultat.....	25
3.1 Häckningsförflyttning under på varandra följande år inom samma holme	25

3.2 Öbyte på en större spatial och tidsmässig skala (1990-2017).....	28
3.3 Öbyte ur individuellt perspektiv (2003-2017)	30
4 Diskussion	34
4.1 Predationsriskens och habitatets inverkan på häckningsförflyttningen.....	34
4.2 Individuella egenskapernas påverkan på häckningsförflyttningen.....	36
4.3 Inverkan av ålder och tidigare häckningsframgång på häckningsförflyttningen.....	38
4.4 Sociala informationens inflytande på häckningsförflyttningen	39
4.5 Möjliga felkällor	40
5 Slutsatser	41
Tillkännagivanden.....	42
Referenser	43

1 Inledning

1.1 Häckningsförflyttning

Beslutet att förflytta sig ger individen möjlighet att hitta den mest lämpliga omgivningen för reproduktion. Dispersionen leder till förändringar i populationsstorlekar i olika områden, samt till genflöde mellan områden. Dessutom resulterar dispersion i kopplingar mellan habitatfläckar och binder ihop lokal populationsdynamik med populationsdynamiken på metapopulationsnivå (Chaine & Clobert 2012). Därmed har dispersionen en stor ekologisk och evolutionär betydelse eftersom den påverkar kolonisering, förändringar i utbredning och metapopulationers risk för utdöende (Paradis et al. 1998), och därför har stor bevarandebiologisk relevans (Clobert et al. 2001). Dispersion delas ofta in i tre stadier: emigration, förflyttning och immigration (Bowler & Benton 2005). Varje stadium kan påverkas av olika faktorer som i sin helhet påverkar hela förflyttningen (Clobert et al. 2009). Dispersion eller förflyttning är också ett brett begrepp som uttrycks på olika sätt beroende på art, kön, ålder eller andra individuella egenskaper. Förflyttning associerat med häckningen kan indelas i två typer: ”natal” dispersion och häckningsförflyttning. Natal dispersion kan definieras som den förflyttning en individ gör från sin födselplats till platsen där den gör sin häckningsdebut. Definitionen syftar främst på rörelse hos individer som inte gjort sin häckningsdebut, men fastän unga individer står för en stor del av förflyttningen är det vanligt att även äldre etablerade häckare förflyttar sig från en boplatz till en annan. Spridningen mellan boplatser kallas häckningsförflyttning (eng. *breeding dispersal*; Greenwood & Harvey 1982).

Det finns både fördelar och nackdelar med häckningsförflyttning (Clark & Shutler 1999). En fördel är om den flyttande individen lyckas få en bättre häckningsplats än tidigare (Beletsky & Orians 1987), något som ofta även inkluderar en plats med lägre predationsrisk (Clark & Shutler 1999). Lägre predationsrisk är till fördel eftersom predation, specifikt bopredation, är den största orsaken till en misslyckad häckning för de flesta fåglar, men också en betydande orsak till vuxna individers mortalitet (Ricklefs 1969, Lima 2009). En nackdel med häckningsförflyttning kunde i sin tur vara saknad kännedom om det nya området (Shutler & Weatherhead 1994, Brown et al. 2008). Ett byte av häckningslokal betyder att individen behöver mer tid för att utforska området och det kan fördröja häckningen, något som i sin tur kan leda till försämrade häckningsframgång (Descamps et al. 2011).

Häckningsförflyttningen kan variera kraftigt mellan olika arter; vissa arter rör sig mycket mellan häckningarna, medan andra är väldigt bofasta. Hos vissa fågelarter beror häckningsförflyttningen på fluktuationer i mattillgång, men även andra faktorer påverkar förflyttningen. Dock påverkas inte de flesta fåglar så starkt av fluktuationerna i mattillgången och de är i allmänhet filopatriska, d.v.s. häckningsförflyttning sker i ringa grad och oftast återvänder individen till sin tidigare häckningslokal (Greenwood & Harvey 1982). Därmed styrs fåglarnas häckningsförflyttning i de flesta fall av andra faktorer än fluktuation i mattillgång och dessa faktorer i samverkan påverkar häckningsförflyttningen, men det finns få studier som belyst denna samverkan (Switzer 1993). Det råder speciellt stor brist på forskning som analyserar hur häckningsbeslut formas av den yttre miljön, individuella egenskaper och individhistoria. Därmed behövs det mera forskning inom detta ämne.

1.2 Faktorer som påverkar häckningsförflyttning

1.2.1 Predationsrisk och boplatsens habitat

Det finns olika teorier om hur sambandet kan se ut mellan predationsrisk och häckningsförflyttning i olika miljöer. Strategin "*win-stay, lose-switch*" innebär att om häckningen lyckas så väljer individen att häcka på samma ställe nästa år, medan om häckningen misslyckas så byter individen häckningsplats till nästa år (Nowak & Sigmund 1993, Switzer 1993). Denna strategi anses vara lönsam i förutsägbara miljöer, medan den däremot fungerar sämre i oförutsägbara miljöer. Enligt teoretiska modeller är det alltid bäst att stanna på samma område i oförutsägbara miljöer, en strategi som benämnts "*always stay*" (Switzer 1993). Det förutspås också att hög predationsrisk ökar stressen i samband med omläggning, vilket resulterar i ökad häckningsförflyttning (Haas 1998, Hoover 2003).

Eftersom bopredation är den största bakomliggande orsaken till en misslyckad häckning (Nice 1957, Ricklefs 1969, Forstmeier & Weiss 2004) är predation en stark drivande mekanism bakom strategin "*win-stay, lose-switch*". Predationsrisken ökar mängden misslyckade häckningar och förväntas därmed också ha en inverkan på häckningsförflyttning, i och med att häckningsförflyttning tenderar att ske oftare efter misslyckad häckning (Hoover 2003, Öst et al. 2011). Det är allmänt accepterat att naturligt urval har format preferenserna för häckningsplatsen så att fåglarna väljer boplats för att minimera bopredation (Martin 1988). Det är också välkänt att häckande fåglar försöker minimera risken att bli dödade av predatorer och även det leder till att fåglar undviker att häcka nära predatorer (Forsman et al. 2001, Ekroos et al. 2012a).

En individ som följer ”*win-stay, lose-switch*”-strategin förväntas påverkas av sin häckningshistorik vid förflyttningen: individer tenderar att välja en boplatz längre från den tidigare boplatzen ifall deras tidigare kull blivit utsatt för predation (Clark & Shutler 1999). Det faktum att förflyttningen alltså inte är fastlåst antyder att individer använder tidigare erfarenheter av olika häckningsplatser, såsom predationsrisk, för att maximera sin reproduktiva framgång (Blums et al. 2003). Paradoxalt nog finns det få empiriska bevis på att förflyttningen verkligen skulle medföra adaptiva fördelar, d.v.s. att häckningsframgången skulle öka till följd av individens beslut (Clark & Shutler 1999). En orsak kan vara att häckningsförflyttningen inte är riskfri utan i stället kan sänka den reproduktiva framgången. Möjliga mekanismer är t.ex. en fördröjning av häckningen eftersom individen behöver en längre tid för att utforska det okända habitatet (Öst et al. 2011, Jaatinen & Öst 2016) samt för att predationsrisken är högre under förflyttningen p.g.a. ökad aktivitet och i ett okänt habitat (Yoder et al. 2004).

Predationsrisken kan även påverka habitatvalet (Forstmeier & Weiss 2004) så att individen väljer ett häckningshabitat där predationsrisken är mindre (Switzer 1993, Hoover 2003). Men även habitatet påverkar predationsrisken där både makrohabitatet och mikrohabitatet har en påverkan. Hos t.ex. sjöfåglar kan makrohabitatet såsom avståndet till fastlandet göra en skillnad i predationsrisk eftersom det på skogbevuxna öar närmare fastlandet förekommer mera däggdjur som är väsentliga predatorer (Gerell 1985, Kilpi & Lindström 1997, Kauhala & Auniola 2001). På mer öppna öar längre till havs förekommer det däremot oftare predatorer som attackerar ovanifrån, såsom havsörnar (*Haliaeetus albicilla*) (Sulkava et al. 1997, Ekroos et al. 2012a). Dock finns det luftburna predatorer som kan vara märkbara bopredatorer även närmare fastlandet, såsom kråka (*Corvus corone cornix*) (Stien et al. 2010). Därför påverkar typen av predator utöver habitatet häckningsutfallet och därmed kan habitatvalet styras av habitatspecifika skillnader i predationstryck och av de predatorer som förekommer i dem (Ekroos et al. 2012a).

Mikrohabitatet kan också ha en roll; t.ex. har det visats att markhäckande fåglar kan utsättas för högre predationsrisk i öppna habitat än i täckta habitat (Martin 1993), något som kan leda till preferens av mer täckta habitat (Schieck & Hannon 1993). I täckta habitat kan det vara svårare för predatorn att upptäcka och komma åt boet, men ett vältäckt bo kan även hindra individerna från att se och smidigt fly undan predatorer som närmar sig boet (Götmark et al. 1995). Valet av boplatz påverkar därmed både äggens överlevnad i boet och individens överlevnad (Götmark et al. 1995, Miller et al. 2007). På grund av detta har boplatzvalet också

en inverkan på häckningsförflyttningen (Öst et al 2011). Dock verkar variationen vara stor gällande bonas täckningsgrad hos fåglar, något som kunde förklaras av en allmän resursallokeringskonflikt mellan behovet att skydda äggen från predation och föräldrarnas behov att värna om sin egen överlevnad (Götmark et al. 1995, Amat & Masero 2004, Miller et al. 2007). I samband med valet av mikrohabitat inkluderas även valet av mikroklimat eftersom exponerande habitat ofta utsätts för mera vind och regn. Detta leder till att energikostnaden för den häckande fågeln varierar mellan olika exponerade habitat, oftast så att energikostnaden är högre i exponerade habitat (Kilpi & Lindström 1997). Utöver predationsrisk påverkas därför selektionen av mikrohabitat även av variationen i mikroklimat (Collias 1964, Forstmeier & Weiss 2004).

1.2.2 Individuella egenskaper

Balansen mellan kostnaderna och fördelarna av dispersion beror delvis på de individuella egenskaperna. På grund av detta förflyttar sig individer av olika orsaker men skiljer sig även från de individer som inte flyttar beträffande sina fenotypiska egenskaper (Clobert et al. 2009, Quinn et al. 2011). Därmed är spridningsbenägenheten ofta fenotypberoende (Clobert et al. 2009, Cote et al. 2010) men även beroende av individens tillstånd (Matthysen 2005). De fenotypiska skillnaderna kan vara fysiologiska, morfologiska, beteendemässiga samt individhistoriska (Clobert et al. 2009). Det är ytterst viktigt för populationsdynamiken och genflödet att det förekommer individuell variation i spridningsbenägenhet, speciellt när populationer hotas av klimatförändring och habitatfragmentering, eftersom populationen då kan kolonisera nya habitat samt anpassa sig till förändrade förhållanden (Clobert et al. 2009).

En individuell egenskap som kan påverka häckningsförflyttning är skillnader i häckningsförflyttning mellan könen hos en art. Hos de flesta fågelarter är häckningsförflyttning mer allmän hos honan, medan hos änder (*Anatidae*) är honan väldigt filopatrisk och hanen förflyttar sig mera (Greenwood & Harvey 1982). De könsspecifika skillnaderna i spridningsbenägenhet ligger dock utanför mitt ämne eftersom jag enbart undersökt honor. Det som ligger bakom den honbaserade filopatrin hos änder är att parbildningen sker i övervintringsområdena och efter parbildning följer hanen sin partner till området där honan häckade senast eller där denna föddes (Greenwood 1980). Ålder är också en individuell egenskap som kunde inverka på häckningsförflyttningen hos fåglar, men detta behandlas i nästa avsnitt i samband med tidigare häckningserfarenhet.

Även kroppskonditionen påverkar häckningsförflyttningen eftersom den kan inverka på utgången av häckningen. Till exempel kan kroppskonditionen påverka faktorer som ruvningsens varaktighet. Individer med bättre kondition har ofta en mer varaktig ruvning än individer med sämre kondition (Ardia & Clotfelter 2007). Det här kan bero på att individer i sämre kondition blir tvungna att oftare lämna boet för att inta föda (Wiebe & Martin 1997, Gorman & Nager 2003), vilket i sin tur kan påverka häckningsframgången eftersom en större frånvaro från boet ökar på bopredationen (Wiebe & Martin 1997). Följaktligen är sannolikheten för att häckningen ska lyckas i allmänhet högre för individer med bra kroppskondition (Barbraud & Chastel 1999, Reid et al. 2000, Lehikoinen et al. 2010). Dessutom är risken att individen överger sin kull högre hos individer som är i sämre kondition (Kilpi et al. 2001).

Andra individuella egenskaper som kunde inverka på häckningsförflyttningen är djärvhet och stresstålighet (Seltmann et al. 2012). Överlag verkar djärva individer ha den största spridningsbenägenheten eftersom dessa inte räds att utforska nya områden (Dingemanse et al. 2003, Cote et al. 2010, Myles-Gonzalez et al. 2015). Det finns även ett samband mellan stresstålighet och djärvhet, på så sätt att stresståliga individer verkar vara mer djärva (Réale et al. 2010). Det finns ytterligare en koppling mellan djärvhet och kroppskondition (Quinn & Cresswell 2005), samt ålder och djärvhet (Wolf et al. 2007). Kopplingen uttrycks oftast så att individer i bra kondition, eller som är äldre, är mer djärva (Quinn & Cresswell 2005, Wolf et al. 2007). Det här kan bero på äldre individer har lägre förväntad framtida fitness och tenderar att ta större risker samt att de individer som är i bra kondition har större sannolikhet att överleva t.ex. predation och kan därmed vara mer djärva (Clark 1994, Wolf et al. 2007, Sih & Del Giudice 2012).

Ytterligare en individuell egenskap som kan ha en påverkan på häckningsförflyttningen är relativ hjärnstorlek då denna antas korrelera med kognitiv förmåga (Kotrschal et al. 2013) och därmed kan påverka häckningsframgången (Cole et al. 2012, Cauchard et al. 2013). Individer med högre kognitiv förmåga kan vara beteendemässigt mer flexibla och kunde därmed anpassa sig bättre till förändringar i miljön och också välja boplatser mer flexibelt, något som i sin tur kan påverka häckningsförflyttningen (Sol et al. 2005). Andra studier visar även att större huvudvolym kunde ha ett samband med längre distanser gällande häckningsförflyttning för individer som häckade sent, som kan bero på att individer med större kognitiv förmåga väljer boplatser noggrannare för att maximera häckningsframgången (Jaatinen & Öst 2016). Det här resultatet kunde bero på en allmän kognitiv allokeringskonflikt som kallas för ”*speed-*

accuracy trade-off” (Chittka et al. 2003, Chittka et al. 2009), där individer med lägre kognitiv förmåga kan sakna förmågan att fatta ett noggrant och korrekt beslut trots att de skulle ta mycket tid på sig, och därför är den optimala strategin för dem att fatta snabba beslut (Sih & Del Giudice 2012). Individer med större kognitiv förmåga kan mer noggrant överväga sitt val av boplat, men den extra tid det tar att satsa på denna strategi kan vara ofördelaktig under gynnsamma förhållanden där snabba beslut vore att föredra (Chittka et al. 2009, Jaatinen & Öst 2016).

1.2.3 Ålder och tidigare häckningsframgång

Ålder och tidigare häckningserfarenhet kan påverka häckningsframgången (Daunt et al. 1999, Ardia & Clotfelter 2007, Bogdanova et al. 2007). Individer med mer häckningserfarenhet inleder ofta häckningen tidigare, men har även mer lagrat kroppsfett och är därmed ofta mer framgångsrika i sin häckning än mindre erfarna individer (Hepp & Kennamer 1993, Limmer & Becker, 2007). Orsaken till att oerfarna individer har mindre kroppsfett kunde vara att de har en sämre häckningsplats än de mer erfarna individerna (Ferrer & Bisson 2003), samt att de har en sämre förmåga att hitta och behandla föda (Rutz et al. 2006).

En viktig aspekt är också att äldre häckare p.g.a. sin tidigare häckningserfarenhet har en bättre kännedom om de lokala förhållandena i häckningsområdet (eng. *site familiarity*), vilket betyder att yngre individer hittar föda sämre och framförallt utsätts för en högre predationsrisk (Yoder et al. 2004). Unga häckare har en senare häckningsfenologi eftersom sökandet av en lämplig boplat är tidskrävande (Danchin & Cam 2002) och det tar tid att bygga ett nytt bo (Fast et al. 2010). Vilket kunde bero på avsaknad av kännedom om det lokala häckningshabitatet (Öst et al 2011, Jaatinen & Öst 2016). En fördröjd häckning i sin tur leder ofta till en försämrad häckningsframgång (Descamps et al. 2011). Det här kunde bero på att tidpunkten för häckningen är kopplat med kvaliteten av häckaren, så att de sena häckarna har sämre kroppskondition än de som häckar tidigt. Häckning tidigt i häckningssäsongen kräver oftast även bättre kroppskondition (Verhulst & Nilsson 2008, Ejsmond et al. 2015).

Dessutom kan oerfarna häckares ruvningsbeteende i enstaka fall vara outvecklat, något som leder till att ruvningen lyckas sämre än hos erfarna individer (Daunt et al. 1999). Oerfarna individer förefaller ha en lägre häckningsframgång även p.g.a. att de överger sina bon oftare än erfarna individer (Gauthier 1989). Det här kan bero på skillnader i kroppskondition, fysiologiskt tillstånd samt konkurrens om revir (Gauthier 1989). Därtill tycks det finnas en koppling mellan hormonella förändringar och ålder samt tidigare erfarenhet hos individerna

(Wang & Buntin 1999). Denna koppling uttrycks så att oerfarna individer har högre halter av kortikosteron (Kitaysky et al. 2001, Angelier et al. 2007) och lägre halter av prolaktin (Angelier et al. 2007). Högre halter av kortikosteron och lägre halter av prolaktin kan tänkas sänka satsningen på ruvningsbeteendet och ungomvårdsnaden (Kitaysky et al. 1999, Groscolas et al. 2008). De åldersrelaterade skillnaderna i hormonhalterna kan göra att yngre individers ruvningsbeteende påverkas negativt och att de har lägre kroppskondition, något som i sin tur påverkar häckningsframgången (Angelier et al. 2007). Således går det att konstatera att mer erfarna och äldre individer borde vara mer framgångsrika i sin häckning, och därmed skulle de även vara mer filopatriska och byta häckningslokal mer sällan ifall de följer strategin ”*win-stay, lose-switch*” (Nowak & Sigmund 1993, Switzer 1993, Forero et al. 1999)

1.2.4 Social information via artfränder

Förutom predationsrisk och individuella egenskaper kan individer använda social information såsom närvaro och framgång av artfränder för att bedöma kvalitén på habitat och välja boplatser på basis av det (Danchin et al. 1998, Doligez et al. 2002, Calabuig et al. 2008).

Häckningsframgången hos en häckande granne kan fungera som allmän informationskälla och är en viktig signal som påverkar beslutet att återvända till samma häckningslokal eller att förflytta sig (Boulinier and Danchin 1997, Aparicio et al. 2007). Ett bra exempel är tretåiga måsen (*Rissa tridactyla*) där individer som misslyckades med häckningen återvände i högre frekvens till samma lokal om grannarna var framgångsrika i sin häckning än om de misslyckades (Boulinier et al. 2008). Även andra studier har visat att häckningsförflyttning förekommer mer allmänt om grannarna misslyckas med sin häckning (Serrano et al. 2001). Dock finns det även studier som antyder att social information inte påverkar häckningsförflyttningen (Öst et al. 2011). På grund av motstridig forskning är detta något som bör utredas mer noggrant.

Förutom artfränders häckningsframgång påverkar även andra former av social växelverkan inom arten häckningsförflyttningen (Beletsky & Orians 1991). Frekvensen och densiteten för denna växelverkan kan t.ex. också framstå som täthetsberoende, på så sätt att distansen för häckningsförflyttningen minskar med ökande häckningstäthet (Öst et al. 2011). Trots detta är kopplingen mellan häckningstäthet och häckningsförflyttning oklar (Öst et al. 2011). I andra fall kan häckningsförflyttningen däremot vara oberoende av storleken eller tätheten av en koloni, utan det är häckningsframgången i kolonin som påverkar häckningsförflyttningen (Spendelov et al. 1995). Det kan ske genom att en flyttande individ väljer den mest

framgångsrika kolonin av de närmast tillgängliga (Calabuig et al. 2008). Dock går det att spekulera om det ändå finns en koppling mellan häckningstäthet och häckningsframgång, genom att högre häckningstäthet indikerar ett område där den relativa häckningsframgången är högre (Clark & Shutler 1999). Sålunda har andra studier påvisat att flyttningsrörelserna kan påverkas av både tätheten på kolonin och häckningsframgången i kolonin, samt att det kunde finnas ett samband mellan dessa två (Muller et al. 1997). Förutom att hög täthet kan antyda bra häckningsframgång, kan närvaro av artfränder även ge fördelar genom ökad möjlighet till upptäckt av möjliga partners, bättre skydd mot predatorer p.g.a. utspädningseffekten (eng. *dilution effect*), samt förbättrad bedömning av habitatkvalitet (Wagner 1993, Danchin & Wagner 1997, Doligez et al. 2003).

I andra fall förefaller det att individer flyttar från områden med hög täthet till områden med låg täthet (Aars & Ims 2000), eftersom hög täthet intensifierar konkurrensen inom arten (Greenwood & Harvey 1982). Dessutom kan predationsfrekvensen vara högre i kolonier med hög täthet, eftersom en större koloni kan locka till sig fler predator (Kenyon et al. 2007), något som också kunde bidra till att individer flyttar till lågtäthetsområden (Cam et al. 2004). Vid lägre predationstryck verkar det därmed löna sig att gruppera sig i större kolonier men om predationstrycket blir för alltför högt kan mindre kolonier vara den bästa strategin (Kenyon et al. 2007). Ytterligare nackdelar med hög täthet är att det kan leda till ökad spridning av patogener (Danchin & Wagner 1997). Eftersom hög täthet i en koloni har både fördelar och nackdelar kunde det resultera i att botrofastheten är högst i medeltäta kolonier (Kim et al. 2009).

Dock visar en del undersökningar att häckningsförflyttning inte sker lika ofta från högtäthetskolonier som från lågtäthetskolonier, men detta verkar hänga samman med häckningsframgången, ökad upptäckt av möjliga partners och skydd från predatorer och förbättrad bedömning av habitatkvalitet. Både förflyttning från högtäthetskolonier till lågtäthetskolonier samt förflyttning från lågtäthetskolonier till högtäthetskolonier kan dock påverkas av distanserna mellan kolonierna (Serrano et al. 2001). Följaktligen verkar det som att förhållandet mellan häckningstäthet och häckningsförflyttning varierar beroende på graden av geografisk isolering och arten (Öst et al. 2011).

Sammanfattningsvis kan det sägas att det sannolikt är flera olika faktorer som i samverkan påverkar häckningsförflyttningen, men det finns få studier som belyst denna samverkan

(Switzer 1993). Det råder speciellt stor brist på forskning som analyserar hur häckningsbeslut formas av den yttre miljön, individuella egenskaper och individhistoria.

1.3 Ejdern

1.3.1 Ejderns ekologi

Ejdern (*Somateria mollissima*) är Östersjöns vanligaste dykand och hör till familjen andfåglar där filopatri är mer vanligt hos honor än hanar (Greenwood & Harvey 1982, von Numers 1995). De flesta ejdrar är flyttfåglar, t.ex. så övervintrar fåglar som häckar vid norra Östersjön vid de danska sunden (Lehikoinen et al. 2008). Flyttningen tillbaka till norra Östersjön inför häckningen sker i mars och april (Alerstam et al. 1974). Häckningsdebuten för ejderhonor (härefter åda) sker i 2-5 års ålder, där 3 år är den modala åldern för häckningsdebuten (Hario & Rintala 2009). Vanligtvis lägger en åda fyra till sex ägg (Kilpi & Lindström 1997). Ejdrarnas föda består av blötdjur och andra bottenlevande evertebrater (Bustnes & Erikstad 1988). Blåmusslan (*Mytilus edulis*) utgör den huvudsakliga födokällan då den förekommer i tillräcklig mängd (Öst & Kilpi 1998).

Ejdern häckar vanligen i kolonier, men kan även häcka solitärt och anses numera vara en s.k. ”mixed capital breeder”. Detta betyder att den använder sig av en blandning av lagrade reserver från övervintringsområdet samt av födoresurser från häckningsplatserna som den insamlar före eller i början av häckningen (Sénéchal et al. 2011, Hobson et al. 2015, Jaatinen et al. 2016). För att klara av fasteperioden intensifierar ådorna sitt födointag innan äggläggningen, något som kallas hyperfagi (Gorman & Milne 1971). Ådor tar pauser längre in i ruvandet för att dricka vatten så att vätskebalansen upprätthålls, men i övrigt så är honan beroende av endogena kroppsreserver i ruvningens senare skede (Korschgen 1977, Parker & Holm 1990, Criscuolo et al. 2000). Likväl är dessa pauser korta och förekommer sällan (Bolduc & Guillemette 2003b).

1.3.2 Häckningsförflyttning hos ejder

Efter att ådan första gången valt häckningsplats är häckningsförflyttningen begränsad, något som underlättar arbetet att spåra specifika individer (Öst et al. 2011), men som också kan göra arten sårbar för snabba förändringar i miljön (Ekroos et al. 2012a). Dessa omständigheter gör ådor speciellt lämpade för att undersöka häckningsförflyttning och dess mekanismer. När dessutom ejdern minskat kraftigt över hela Östersjön de senaste årtiondena så att arten numera klassificeras som utrotningshotad i Europa (BirdLife International 2015), är det intressant att

se om förflyttningsbeteendet har förändrats i samband med att arten minskat i antal. En möjlig orsak till populationsminskningen är ökad predation av havsörnen eftersom havsörnen har återhämtat sig och ökat i antal från att nästan ha utrotats p.g.a. miljögifter och detta kan speciellt drabba häckande ådor och ungar (Ekroos et al. 2012b, Öst et al. 2018). Eftersom havsörnen föredrar öppna skär som jaktmarker kunde man förvänta sig att ejderns häckningsförflyttning sker i riktning mot fastlandet (Ekroos et al. 2012a).

1.4 Målsättningar och hypoteser

Målsättningen för detta arbete var att klarlägga vilka faktorer som påverkar häckningsförflyttningen. Som studieobjekt användes ejdern. De huvudsakliga faktorerna som studerades och ansågs kunna påverka häckningsförflyttningen var:

- 1) omgivande predationsrisk.
- 2) boplatsens makro- (öns avstånd till fastlandet, exponering, skogstäcke) och mikrohabitat (boets täckningsgrad).
- 3) individuella egenskaper (ålder, kroppskondition, djärvhet mätt som flyktavstånd (FID, eng. *flight initiation distance*; Seltnann et al. 2012), relativ huvudvolym som mått för kognitiv förmåga; Jaatinen & Öst 2016).
- 4) tidigare häckningsframgång (boet plundrat eller ej), samt om häckningsförflyttningen påverkas av artfränders tidigare häckningsframgång.
- 5) häckningstäthet.

Förutom de huvudsakliga faktorerna var jag även intresserad av att testa tvåvägsinteraktionerna mellan individuella egenskaper och de övriga variablerna i modellen. Jag valde att testa enbart dessa interaktioner p.g.a. en begränsad sampelstorlek och för att de är de biologiskt mest relevanta. I analysen av dessa mönster fäste jag speciellt vikt vid bevarandebiologiskt relevanta frågeställningar. Mina huvudsakliga hypoteser är därför följande:

1. Häckningsförflyttningen har ökat med tiden i takt med att predationstrycket ökat, men predationsrisken är åtminstone delvis spatiellt förutsägbar, vilket främjar anpassning av häckningsförflyttningens längd enligt tidigare häckningsframgång.
2. Häckningsförflyttningen tenderar att oftare ske i riktning mot fastlandet och från öppna skär till skogsholmar, för att minska synligheten för rovfåglar såsom havsörnar och för att öppna holmar favoriseras som jaktmarker av dessa.

3. Häckningsförflyttningen ökar ifall den egna kullen blivit utsatt för predation men också ifall grannarna på samma ö i högre grad blivit utsatta för predation.
4. Individer som p.g.a. misslyckad häckning byter häckningsholme tenderar att välja en tryggare miljö.
5. Häckningsförflyttningen minskar med ålder och påverkas av ådans kroppskondition, personlighet och kognitiva förmåga, som antas korrelera med relativ huvudstorlek och förmåga att varsebli omgivande predationsrisk.
6. Häckningsförflyttningen sker från lågtäthetskolonier till högtäthetskolonier.

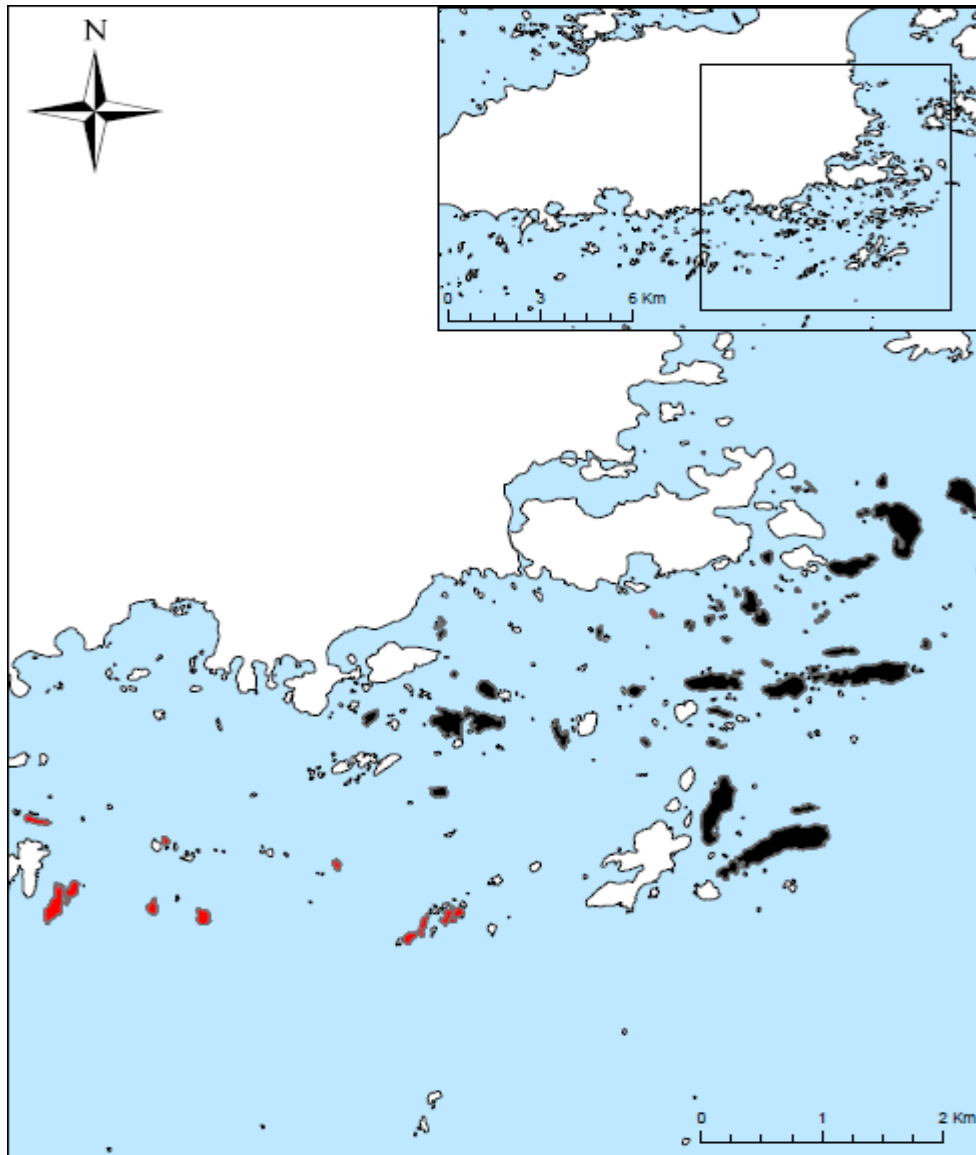
2 Material och metoder

2.1 Fältarbetet

2.1.1 Forskningsområde och tidpunkt

Fältarbetet utfördes i skärgården utanför Tvärminne zoologiska station i Hangö, västra Finska viken, Östersjön (59° 50' N, 23° 15' E). För insamlandet av materialet för avhandlingen arbetade jag som en del av ett större team ("Tvärminne Ejderteam"), som forskat om ejdern i undersökningsområdet sedan 1990-talet. De tiotals öar som besöktes i studieområdet var av varierande storlek (medelstorlek \pm SD = 1.99 ± 3.21 ha, variationsvidd 0.1 ha-15 ha, N = 54) och hela området som undersöktes var ca 100 km² (Figur 1). Även täckningsgraden varierade för öarna i studieområdet så att vissa var skogbevuxna (medelskogstäcke \pm SD = 2.5 ± 2.6 ha, variationsvidd 0.03-8.7 ha, N = 20) medan andra var öppna exponerade öar (N = 34). På detta sätt har ådorna flera alternativ gällande skogstäcke och östorlek när de väljer boplats. Data insamlades från och med mitten av maj till mitten av juni under året 2017. Förutom dessa insamlade data ingick även data som insamlats årligen sedan 2003 eftersom boplatsernas GPS-uppföljning då påbörjades. Således hade jag tillgång till en tidsserie från 15 år tillbaka. Tabell 1 sammanfattar antalet individuella ådors bokoordinater som fanns till hands varje år samt antalet dokumenterade häckningsförflyttningar från föregående år för hela tidsperioden. Dessutom studerades öbyte skilt för sig eftersom man inte behöver känna till ett bostads exakta koordinater för att kunna sluta sig till om öbyte skett, och där användes data ända från 1990 till 2017. Fångandet och behandlingen av ådorna på bona gjordes med vederbörligt försöksdjurtillstånd (HY-85-2003, ESLH-2009-02969/Ym-23, ESAVI/1697/04.10.03/2012, ESAVI/2831/04.10.07/2015) och följde Tvärminne zoologiska stations regler och föreskrifter. Fångandet skedde med näthåvar och gjordes så sent i ruvningsperioden som möjligt eftersom

ruvande ådor överger sitt bo mer sannolikt desto tidigare den blir störd i sin ruvning (Bolduc & Guillemette 2003, Bourgeon et al. 2006). Besöken på öarna begränsades till 1,5 h per gång så att de häckande ådorna skulle störas så lite som möjligt.



Figur 1. Karta över undersökningsområdet. De svärtade öarna har GPS data och data från dessa öar användes i den första analysen över häckningsförflyttning under på varandra följande år inom samma holme. De rödmärkta öarna är öar där det saknas GPS data och data från dessa öar användes utöver de svärtade öarna i analysen av öbyte. I högra, övre hörnet ses en översiktskarta över Hangö udd.

2.1.2 Märkning av bon

Ådorna fångades vid boet och koordinaterna för aktiva bon registrerades med en Garmin GPSmap 64S GPS (Garmin, Olathe, KS, USA). Dessutom fästes ett band bredvid boet så att det skulle vara lättare att från ett längre avstånd se var boet ligger. Detta underlättade

upptäckandet av bon när de besöktes på nytt i slutet av ruvningsperioden. Under det senare besöket fick vi information om häckningsframgång, ådans djärvhet (FID), ungarnas egenskaper och boets täckningsgrad. En löpande numrering användes vid bomärkningen, där ordningsnumret länkades till en förkortning av öns namn. Numreringen sattes även på de band som fästes bredvid bona. Med hjälp av GPS bestämningen kunde vi sedan mäta häckningsförflyttningen mellan olika år samt bestämma boets avstånd till fastlandet.

Tabell 1. Antalet bokoordinater där ådan fångats som fanns till hands för varje år samt antalet häckningsförflyttningar från föregående år hos ejder (*Somateria mollissima*) utanför Tvärminne zoologiska station, Hangö.

År	Antal bon med koordinater	Antal återfynd från föregående år (häckningsförflyttningar)
2003	143	0
2004	145	37
2005	156	31
2006	153	47
2007	191	56
2008	171	59
2009	196	76
2010	195	71
2011	271	66
2012	223	88
2013	214	81
2014	172	71
2015	139	45
2016	134	43
2017	153	48
Sammanlagt	2656	819

2.1.4 Predationsrisk och boets täckningsgrad

Den årliga predationsrisken eller predationstrycket räknades ut som ett predationsindex genom att dividera totala antalet dödade häckande ådor med det totala antalet räknade bon, som inkluderade plundrade bon, övergivna bon, samt bon där ungarna redan hade kläckts och lämnat boet (Lehikoinen et al. 2008, Jaatinen et al. 2011). Dessutom användes två öspecifika predationsindex. Det första indexet för en ö, öpredation 1, räknades ut genom att dividera antalet plundrade bon som hittades vid den första botaxeringen med totala antalet häckningsförsök på ön. Det sekundära öspecifika predationsindexet eller det slutliga häckningsutfallet, öpredation 2, räknades ut på samma sätt förutom att samtliga bons slutliga häckningsutfall bestämdes och antalet bon som plundrades i ett senare skede adderades till det totala antalet plundrade bon som observerats under den första genomgången av ön. På detta sätt kunde vi bestämma en öspecifik predationsrisk, och därmed kan den lokala

predationsriskens inverkan på häckningsförflyttningen beaktas genom att jämföra predationsrisken på häckningsholmen mot hur ådor har flyttat på sig till nästa år. Detta index kan också användas som ett mått på "social information" eftersom det ger ett mått på hur väl grannarnas häckning lyckats på holmen i fråga.

Bonas täckningsgrad kunde bestämmas med hjälp av hemisfärisk vidvinkelfotografering, som betyder att det togs fotografier uppåt från boet med en 3 megapixels digitalkamera (Olympus C-740 3MP Digital) försedd med ett Opteka fiskögeobjektiv, med en 0,42X lins (Öst & Steele 2010). Fotografierna analyserades sedan med ett bildanalysprogram (UTHSCSA Image Tool version 3.00) så att fotografierna importerades in i bildanalysprogrammet, varefter de konverterades från färg till gråskala. Därefter justerades pixlarna till antingen vitt eller svart. Inställningarna modifierades så att den ljusa himlen syntes som vitt och all vegetation och obstruktioner syntes som svart. Fotografierna för att bestämma bonas täckningsgrad togs under molniga dagar eller alternativt sent på kvällen ifall de molniga dagarna var få eftersom den blåa himlen under soliga dagar inte kunde urskiljas från vegetation upplyst av solen. Slutligen räknade en funktion i bildanalysprogrammet ut proportionen av täckningsgraden genom att räkna andelen svarta pixlar gentemot vita pixlar (Öst & Steele 2010). Resultatet blev ett kontinuerligt mått från 0 till 100 %, som kunde användas i den statistiska analysen. Data på bonas täckningsgrad fanns tillgängligt från år 2007 framåt.

2.1.3 Häckningsframgång

Häckningsframgången för ett bo bestämdes genom att besöka bona i slutet av ruvningsperioden som räcker i medeltal ca 26 dygn hos ejdern (Parker & Holm 1990, Kilpi & Lindström 1997). Det uppskattade datumet då äggen kläcktes bestämdes genom att doppa äggen i vatten då ådan fångades på boet (Kilpi & Lindström 1997). Flytttestet baseras på att äggets densitet förändras gradvis under embryonalutvecklingen så att det i början är tyngre än vatten medan det närmare kläckningsdatumet blir progressivt lättare (Liebezeit et al. 2007). Noggrannheten för äggflytningstestet är hos ejdern ± 2 dygn (Kilpi & Lindström 1997).

Häckningen ansågs som lyckad om åtminstone en ejderunge från kullen kläcktes och som misslyckad om boet hade utsatts för predation eller om ådan hade övergett boet. När ett återbesökt bo hittades tomt kunde en lyckad häckning åtskiljas från ett plundrat bo genom att analysera utseendet på äggskalen som fortfarande fanns kvar i boet. Kläckta ägg har ett intakt membran medan ägg utsatta för predation ofta har ett blodigt membran eller så hittar man ofta söndrade ägg i eller runt boet (Bolduc et al. 2005, Öst & Steele 2010).

2.1.5 Individuella egenskaper

Åldern bestämdes med hjälp av ringmärkningshistoria, på så sätt att häckningserfarenheten estimerades som de år sedan ådan första gången blivit ringmärkt (Öst & Steele 2010). Den här variabeln reflekterar häckningserfarenhet eftersom en majoritet av de häckande ådorna fångats årligen sedan 1996 i studiepopulationen och på det faktum att ådorna är så trogna sin häckningsholme när de väl valt denna (Jaatinen & Öst 2011). Variabeln är starkt korrelerad med ålder, men åldern kunde inte direkt bestämmas eftersom ådor inte ringmärks vid kläckning i studiepopulationen. Detta estimat baserar sig på antagandet att de fångade ådorna är förstagångshäckare, d.v.s. följaktligen ca tre år gamla eftersom ejdrar oftast börjar häcka vid tre års ålder (Hario & Rintala 2009).

Vid infångandet av ådan mättes kroppsvikten med en fjädervåg av märket Pesola, med en noggrannhet på 5 g. Samtidigt bestämdes även underarmsbenets längd (radius-ulna) med en noggrannhet på 1 mm. Dessa mått användes sedan för att uppskatta ådans kroppskondition. Längden på underarmsbenet var viktig att mäta eftersom större fåglar i allmänhet väger mera än små, men är inte nödvändigtvis i bättre kondition. Med hjälp av underarmsbenets längd kunde därmed ådans vikt korrigeras för hennes strukturella storlek.

Därefter räknades ett kroppskonditionsindex för kläckningstidpunkten ut genom de standardiserade residualerna av en linjär regression av den log-transformerade uppskattade vikten vid kläckning som en funktion av det log-transformerade underarmsbenets längd. För att uppskatta ådans vikt vid kläckning subtraherades den uppskattade vikten ådan beräknas förlora under den resterande ruvningstiden från den uppmätta vikten då ådan fångades. På grund av att ådor inte intar föda under ruvningen, fås en uppskattning av den genomsnittliga viktförlusttakten under ruvningstiden som regressionskoefficienten för den linjära regressionen av log(uppmätt kroppsvikt) i förhållande till log(ruvningstid) (baserat på flyttestet; se 2.1.3) och uppskattat kläckningsdatum (Öst et al. 2008b). Slutresultatet är att vi fick ett globalt index, där indexet uträknades i förhållandet till alla ådor som behandlats över åren och detta globala index avspeglar således effekten av absolut kondition.

Djävhet som individuell egenskap mättes med hjälp av flyktavstånd (FID) där vi mätte hur nära fågeln en människa kunde komma innan den tog till flykten (Blumstein 2006, Seltsmann et al. 2012). Ifall FID är långt indikerar det att ådan är skygg medan ett kort FID antyder att ådan är djäv (Öst et al. 2015). FID kan användas som mått på djävhet eftersom variabeln är individuellt repeterbar över åren (Seltsmann et al. 2012). FID mättes vid ett eller flera

återbesök till boet vars tidpunkt anpassades för att så väl som möjligt sammanfalla med kläckningstidpunkten som hade bestämts med äggflytningstestet. Mätningen skedde enligt ett standardiserat förfarande på så sätt att det först försäkrades att ådan hade noterat forskaren som närmade sig boet, varefter denna rörde sig mot ådan i en rak linje med en långsam, men konstant hastighet. Dessutom försäkrades det att inga hinder blockerade ådans synfält till forskaren. I mån av möjlighet var den annalkande personen alltid den samma (prof. Benjamin Steele) och denna hade samma klädsel varje gång. På så sätt minimerades felen i data. FID var avståndet från forskaren till ådan då denna flydde från sitt bo (ifall den gjorde det); detta mättes till närmaste 10 cm med måttband. Boet återbesöktes om kullen inte hade kläckts eftersom ungarna märktes för andra forskningsändamål och på så vis erhöles flera FID för vissa ådor. För dessa honor räknades det ut ett årsspecifikt medeltal för de upprepade måtten av FID:s. Dessutom räknades det ut ett livstidsmedeltal för ådor som fångades under flera år.

Den relativa huvudvolymen kan anses vara kopplad till kognitiv förmåga eftersom huvudvolym är starkt kopplad till hjärnans vikt hos ejdern ($r^2 = 0.73$; Jaatinen et al., inskickat manuskript) och hjärnstorleken har i sin tur visat sig vara korrelerad med kognitiv förmåga, som mätts i test som mäter problemlösningsförmåga (Kotrschal et al. 2013, Buechel et al. 2018). Den relativa huvudvolymen för ådorna uppskattades genom att mäta huvudstorleken med skjutmått. Huvudstorleken fastställdes genom att mäta bredd, längd och höjd till närmaste 0,1 mm. Huvudvolymen (cm^3) uträknades som produkten av dessa huvudmått till närmaste $0,001 \text{ mm}^3$. Dessa mätningar gjordes från och med 2012, men vi kunde även extrapolera bakåt i tiden för vissa individer som också fångats innan 2012 eftersom fullvuxna individers skallar inte tillväxer och huvudmåtten från samma individ uppvisar hög repeterbarhet mellan åren ($r^2 = 0.86$; Öst & Jaatinen 2015, Jaatinen & Öst 2016). Därför räknades även ett medeltal ut för den relativa huvudvolymen för ådor som fångades under flera år. För att sedan få ett relativt mått på huvudvolymen där storleken beaktats, använde jag mig av de standardiserade residualerna (medeltal = 0, SD = 1) av en linjär regression av den log-transformerade medelhuvudvolymen (responsvariabeln) som en funktion av den log-transformerade längden på radius-ulna. Denna relativa huvudstorlek benämns i fortsättningen som "relativ huvudvolym".

2.2 Geografiska data

2.2.1 Förflyttningsdistanser, avstånd till fastland och häckningstäthet

Eftersom alla aktiva bons koordinater var kända kunde avstånden mellan bon erhållas i programmet ArcMap (version 10.5.). Avståndet till fastland för varje ö i undersökningsområdet (medelavstånd \pm SD = 1045 ± 623.7 m, variationsvidd 230-2500 m, N = 51) uppskattades i meter i ArcMap på så sätt att från mitten på varje ö mättes distansen till närmaste punkt på fastlandet. För detta ändamål användes mätverktyget i ArcMap. Den årliga häckningstätheten räknades ut genom att dividera antalet häckningsförsök per ö med öns area och angavs som bon/ha.

2.2.2 Öns exponering och skogstäcke

Även öarnas exponering samt skogstäcke bestämdes med programmet ArcMap. Öns exponering uträknades genom att skapa en buffertzona med radien 2 km från strandlinjen räknat runt varje ö; därefter räknades förhållandet mellan land och vatten inom denna buffertzona. Resultatet angavs i procent. Skogstäcket däremot fick man ut genom att ta in flygfoton (Lantmäteriverket, cellstorlek 0,5x0,5 m) i ArcMap, och därefter avskildes de skogbeklädda delarna på öarna i egna zoner genom visuell uppskattning och för dessa zoner kunde en area erhållas. Enrisbuskage och enstaka träd räknades inte som skogstäcke.

2.3 Statistisk analys

2.3.1 Häckningsförflyttning under på varandra följande år inom samma holme

Avsikten med denna analys var att undersöka vilka individspecifika faktorer och miljövariabler som påverkar häckningsförflyttningens längd under på varandra följande häckningssäsonger. Denna analys begränsades till förflyttningar inom samma häckningsholme för att specifikt kunna undersöka hur förändringar i det lokala häckningshabitatet påverkar förflyttningens längd; de faktorer som påverkar sannolikheten för öbyte analyserades skilt (se 2.3.2). Häckningsförflyttningen analyserades med hjälp av data från 2003-2017. Det användes data endast på sådana ådor som observerats häckande under efterföljande år eftersom man inte kan veta vad honorna gjort de år de inte fångats eller om de har häckat utanför studieområdet. För att testa hur olika faktorer (tabell 2) påverkar häckningsförflyttningen log-transformerades förflyttningsavståndet för att försäkra sig om att modellens residualer uppfyllde kraven för en normalfördelning. Ur tabell 2 framgår de variabler som ingick i analysen med undantag för skogstäcke, eftersom den uppvisade multikollinearitet med öns area (se nedan).

Preliminär testningsfas: sällning av data och variabler

Ur analysen uteslöts de ådor (N=29) som hade bytt ö sedan senaste häckning eftersom bl.a. effekten av öns storlek på häckningsförflyttningens längd annars inte går att uppskatta på ett meningsfullt sätt. Innan själva huvudanalysen kunde göras, undersökte jag också ifall multikollinearitet existerade mellan några av de förklarande variablerna. Det här gjordes eftersom det då är svårt eller omöjligt att skilja åt dessa variablers individuella bidrag i en regressionsmodell samt att parameterskattningen blir väldigt osäker. Multikollinearitet kan leda till en situation där en i verkligheten signifikant variabel därför tolkas som icke-signifikant. Det visade sig att öns area och skogstäcke uppvisade en hög multikollinearitet med varandra (variansinlationsfaktorn (VIF) > 10). Av dessa förklarande variabler valdes öns area för fortsatt analys, eftersom den var starkare kopplad till häckningsförflyttningen (responsvariabeln) än öns skogstäcke. Jämförelsen av variablernas relativa betydelse gjordes genom att jämföra Akaike's informationskriterium (AIC; eng. *Akaike's Information Criterion*; Burnham & Anderson 2002) – ett relativt mått på hur bra modellerna passar data där ett lägre AIC-värde indikerar en mer optimal modell. De multikollineära variablerna testades mot varandra genom att jämföra två enkla linjära blandmodeller (LMM; eng. *linear mixed model*). I dessa linjära blandmodeller förklarades häckningsförflyttning (responsvariabeln) av antingen öns area eller skogstäcke som enda fasta effekt, medan ådans identitet utgjorde en slumpfaktor eftersom upprepade observationer av samma individ inte är sinsemellan oberoende. Parameterskattningen i dessa modeller gjordes genom maximum likelihood för att tillåta jämförelser av modeller med olika fasta effekter (Crawley 2007). LMM-modellen med area som förklarande variabel var bättre än motsvarande modell med skogstäcke som förklarande variabel ($\Delta AIC > 2$), eftersom man som tumregel kan säga att modeller inom 2 AIC från den bästa modellen har likvärdig passning (Burnham & Anderson 2002). Jag gjorde även ett test av repeterbarheten av individuella förflyttningsavstånd för att utreda ifall en individ konsekvent tenderar att uppvisa liknande spridningsbenägenhet mellan åren, eller om egenskapen till övervägande del är flexibel. Den individuella repeterbarheten av log-transformerade förflyttningsavstånd uppskattades utgående från en LMM med interceptet som enda fasta effekt, och individen som slumpfaktor. Repeterbarheten uträknades sedan i R-paketet rptR (Stoffel et al. 2017). Jag räknade även ut ett anpassat mått för repeterbarhet (eng. *adjusted repeatability*) som utfördes på samma sätt som ovan, men där öns storlek beaktats som en fast effekt (öns storlek begränsar häckningsförflyttningens omfattning).

Slutlig modell

Eftersom datat inbegrep upprepade observationer av samma individer användes det i analyserandet av häckningsförflyttningens mekanismer en linjär blandmodell (LMM). Den kompletta linjära blandmodellen (Tabell 2) förenklades i statistikprogrammet R med hjälp av den automatiska modellselektionsfunktionen "step", som ingår i "lmerTest" paketet. Funktionen "step" utför baklängeseliminering av icke signifikanta kandidatvariabler genom att använda ett F-test med Satterthwaites approximation för fasta effekter och ett sannolikhetskvotest (LRT) för slump effekter (Poorten & Rosenblum 2016). I modellen användes det log-transformerade förflyttningsavståndet som responsvariabel och ådans identitet som slump effekt. De förklarande variablerna i analyserna framgår ur tabell 2. Modellselektionen baserad på funktionen "step" identifierade en bästa (mest parsimonisk) modell som hade ett AIC-värde > 5 enheter lägre än konkurrerande modeller. Vid rapporteringen av den slutliga modellen använde jag mig av begränsad maximum likelihood (eng. *restricted maximum likelihood*) vid parameterskattningen, eftersom denna metod ger en bättre uppskattning av slumpfaktorers varianskomponent i en LMM. I den slutliga modellen bibehölls endast de huvudeffekter och interaktioner som var signifikanta.

Tabell 2 Variabler, inklusive definition som användes i analysen av häckningsförflyttning under på varandra följande år inom samma häckningsholme hos ejder (*Somateria mollissima*) utanför Tvärminne zoologiska station, Hangö. Häckningsframgång_{n-1} syftar på den fokala ådans häckningsframgång. Nedsänkningarna _{n-1} och _n syftar på året som föregick förflyttningen respektive det år förflyttningen görs.

Variabel	Typ av variabel	Definition och enhet	Transformer
Förflyttningsavstånd	Respons	m	Log
Ådans identitet	Slumpfaktor		-
År _{n-1}	Förklarande	Året som föregick förflyttningen	-
Ö	Förklarande	-	-
Öns area	Förklarande	m ²	Log
Öns exponering	Förklarande	Totala ytan land i förhållande till vatten (%) inom en radie på 2 km räknat från holmens strandlinje	-
Öpredation 1 _n	Förklarande	Antalet plundrade bon vid första besöket/totala antalet häckningsförsök per ö	-
Öpredation 2 _{n-1}	Förklarande	Totala antalet plundrade bon/totala antalet häckningsförsök per ö	-
Årlig predation _{n-1}	Förklarande	Antalet dödade ådor/alla häckningsförsök i hela studieområdet	-
Boets täckningsgrad _{n-1}	Förklarande	Andel av synfältet (%) som täcks av vegetation eller andra strukturer i vindvinkelfotografier tagna uppåt från bobotten	-
Häckningsframgång _{n-1}	Förklarande	Ur boet kläcks minst 1 levande avkomma eller inte (0/1)	-
Häckningstäthet _{n-1}	Förklarande	Bon/ha på häckningsholmen	Log
Häckningstäthet _n	Förklarande	Bon/ha på häckningsholmen	Log
Ålder	Förklarande	Antal år sedan ådan fångats på boet för första gången	-
Global kroppskondition _n	Förklarande	Standardiserade residualen av en linjär regression av den log-transformerade uppskattade vikten vid kläckning som en funktion av det log-transformerade underarmsbenets längd för alla i Tvärminne fångade ådor genom tiderna	Standardisering
Relativ huvudvolym	Förklarande	Standardiserade residualen av en linjär regression av den log-transformerade medelhuvudvolymen som en funktion av det log-transformerade underarmsbenets längd	Standardisering
FID	Förklarande	<i>Flight Initiation Distance</i> : Ådans flyktavstånd (m) då forskaren närmar sig boet på ett standardiserat sätt	-

2.3.2. Faktorer som påverkar sannolikheten för att byta häckningsholme

Det gjordes två skilda analyser vid analyserandet av öbyte. Dessa skiljde sig från analysen av häckningsförflyttning under på varandra följande år inom samma holme genom att data inte var begränsade till öar där bokoordinater registrerats och observationerna behövde inte gälla på varandra följande år. Syftet var att utöka sampelstorleken av både individer och häckningskolonier. Eftersom sannolikheten för öbyte kunde tänkas öka då tiden mellan observationerna av en åda är längre, användes år mellan observationerna som en kovariat i både analyserna. I den första analysen låg tonvikten vid att studera mer storskaliga miljö- och geografiska variabelers effekter på sannolikheten till öbyte, där vi maximerat sampelstorleken av både individer och öar, så att effekterna av speciellt avstånd till fastlandet och öns storlek effektivare kan utvärderas. Därför var tidsperioden som ingick i analysen längre (1990-2017) och också antalet öar var större ($N = 41$). Se tabell 3 för förklarande variabler i denna analys. I den senare analysen låg fokus vid att förstå individuella egenskapers roll i beslutet att stanna kvar kontra att byta häckningsholme (jmf. analysen av häckningsförflyttning). I denna analys stod speciellt de eventuella effekterna av djärvhet (FID) och relativ huvudvolym på sannolikheten att byta ö i fokus. På grund av att data på dessa variabler inte fanns tillgängligt från en lika lång period eller från lika många öar var tidsperioden för analysen kortare än i föregående analys (2003-2017) och öarna till antalet färre ($N = 25$).

Preliminär testningsfas: sällning av data och variabler

Innan den egentliga modellselektionen, testade jag i bägge analyser av öbyte ifall det fanns multikollinearitet mellan de förklarande variablerna. För analys 1 visade sig att variablerna ($\text{area}_{n-1}/\text{area}_n$, $\text{år}_{n-1}/\text{år}_n$, $\text{öexponering}_{n-1}/\text{öexponering}_n$, $\text{avstånd till fastland}_{n-1}/\text{avstånd till fastland}_n$, $\text{avstånd till fastland}_n/\text{öexponering}_n$ och $\text{täthet}_{n-1}/\text{täthet}_n$) uppvisade multikollinearitet, medan motsvarande multikollineära variabelpar i den andra analysen var ($\text{area}_{n-1}/\text{area}_n$, $\text{år}_{n-1}/\text{år}_n$, $\text{öexponering}_{n-1}/\text{öexponering}_n$, $\text{avstånd till fastland}_{n-1}/\text{avstånd till fastland}_n$, årlig predation $_{n-1}/\text{årlig predation}_n$, öpredation $1_{n-1}/\text{öpredation}2_n$, och öpredation $1_{n-1}/\text{öpredation}2_n$). Därefter valdes bara den variabel som starkast var associerad med responsvariabeln för fortsatta analyser, enligt den testningsmetodik som presenterats ovan (se 3.2.1). Dock uteslöts FID innan den egentliga modellselektionen eftersom det i den inledande modelleringen framkom att FID inte hade någon signifikant relation till responsvariabeln. Därmed kunde den slutliga modelleringen utföras utgående från en utökad sampelstorlek (FID-värden fanns inte tillgängliga för alla individer).

Slutlig modell

I båda analyserna användes en generaliserad linjär blandmodell (GLMM, eng. *generalized linear mixed model*) eftersom datat innefattade upprepade observationer av samma individer; individ utgjorde därför en slumpfaktor i bägge analyser. Då responsvariabeln sannolikhet för öbyte var en binär variabel, användes i dessa logistiska blandmodeller en binomial felfördelning och logit-länkfunktion, och modellens parameterskattning gjordes med maximum likelihood metoden med Laplace-approximering. Eftersom modellerna inte konvergerade i statistikprogrammet då jag använde mig av icke-transformerade förklarande variabler, standardiserades samtliga förklarande variabler i bägge analyser (medeltal = 0, SD = 1). Förutom att standardiseringen avhjälpte problemet med att modellerna inte konvergerade, är en annan fördel med att använda sig av standardiserade förklarande variabler att parameterestimaten direkt kan jämföras med varandra och utgör därmed ett mått på effektstorlek.

De två slutliga modellerna valdes ut med R-paketet MuMIn (Bartón 2015) och dess funktion ”dredge” genom att funktionen per automatik hittar de modeller som har lägst AICc-värde (AICc är AIC korregerat för sampelstorleken). Av de modeller som hade lägst AICc-värden ($\Delta AICc < 2$) valdes de modeller som hade minst parametrar, eftersom en AIC-baserad modellselektion tenderar att vara liberal med att bibehålla prediktorer i modellerna (Aho et al. 2014). Om det fanns flera toppmodeller med samma (minsta) antal parametrar, valdes den med lägst AICc-värde. I samband med modellselektionen visade det sig att standardavvikelsen för slumpfaktorn (ådans ID) var så stor att de estimerade intercepten för GLMM-modellerna var orealistiskt låga, vilket beror på att öbyte generellt var relativt ovanligt. Därför anpassades intercepten till en realistisk nivå så att de motsvarade sannolikhetsfördelningarnas medeltal för att undvika alltför låga värden. Dessa anpassade intercept påverkar inte alls de fasta effekternas parameterestimat eller estimerade varians, utan är enbart associerade med estimatet för slumpfaktorn. Denna metod för anpassning av intercepten är därför legitim ur statistisk synvinkel (Dr. Andreas Lindén, pers. kommunikation).

Tabell 3. De variabler (och definition) som ingick i analysen av öbyte från 1990 till 2017 hos ejder (*Somateria mollissima*) utanför Tvärminne zoologiska station, Hangö. Nedsänkningarna $n-1$ och n syftar på året som föregick förflyttningen respektive det år förflyttningen görs.

Variabel	Typ av variabel	Definition och enhet	Transformering
Öbyte	Respons	Har ådan bytt häckningsö (1) eller inte (0) sedan senaste observation	Standardisering
Ådans identitet	Slumpfaktor		
År mellan observationer	Förklarande	Tid mellan på varandra följande observationer av samma individ (år)	Standardisering
Öns area $_n$	Förklarande	m ²	Standardisering
Öpredation 1_n	Förklarande	Antalet plundrade bon vid första besöket/totala antalet häckningsförsök per ö	Standardisering
Årlig predation $_n$	Förklarande	Antalet dödade ådor/alla häckningsförsök i hela studieområdet	Standardisering
Avstånd till fastland $_n$	Förklarande	m från öns mitt till fastlandet	Standardisering
Häckningstäthet $_n$	Förklarande	Bon/ha på häckningsholmen	Standardisering
Ålder $_{n-1}$	Förklarande	Antal år sedan ådan fångats på boet för första gången	Standardisering
Global kroppskondition $_n$	Förklarande	Standardiserade residualen av en linjär regression av den log-transformerade uppskattade vikten vid kläckning som en funktion av det log-transformerade underarmsbenets längd för alla i Tvärminne fångade ådor genom tiderna	Standardisering

Modellselektionen för öbyte från 2003 till 2017 gjordes på samma sätt som ovan. Skillnaden till föregående analys var att det nu fanns med fler individspecifika variabler (huvudvolym, FID och häckningsutfall). Se tabell 4 för förklarande variabler i denna analys.

För alla tre analyser illustrerades signifikanta interaktioner mellan förklarande variabler grafiskt genom *post hoc* analys där jag använde mig av metoden ”*simple slope analysis*” (Aiken & West 1991). Metoden användes så att avståndet för häckningsförflyttningen samt sannolikheten för öbyte avbildades för tre olika nivåer av den modulerande variabeln i interaktionen. Dessa nivåer bestäms som första andra och tredje kvartilen av den modulerande variabeln. Samtliga analyser gjordes i statistikprogrammet R, version 3.4.3 (R Core Team 2017).

Tabell 4. De variabler (och definition) som ingick i analysen av öbyte från 2003 till 2017 hos ejder (*Somateria mollissima*) utanför Tvärminne zoologiska station, Hangö. Nedsänkningarna $_{n-1}$ och $_n$ syftar på året som föregick förflyttningen och det år förflyttningen görs.

Variabel	Typ av variabel	Definition och enhet	Transformerings
Ådans identitet	Slumpfaktor		
Öbyte	Respons	Har ådan bytt häckningsö (1) eller inte (0) sedan senaste observation	Standardisering
År mellan observationer	Förklarande	Tid mellan på varandra följande observationer av samma individ (år)	Standardisering
Öns area $_{n-1}$, öns area $_n$	Förklarande	m ²	Standardisering
Öns exponering $_{n-1}$, öns exponering $_n$	Förklarande	Totala ytan land i förhållande till vatten (%) inom en radie på 2 km räknat från holmens strandlinje	Standardisering
Öpredation 1_n	Förklarande	Antalet plundrade bon vid första besöket/totala antalet häckningsförsök per ö	Standardisering
Årlig predation $_n$	Förklarande	Antalet dödade ådor/alla häckningsförsök i hela studieområdet	Standardisering
Avstånd till fastland	Förklarande	m från öns mitt till fastlandet	Standardisering
Häkningsframgång $_{n-x}$	Förklarande	Ur boet kläcks minst 1 levande avkomma eller inte (0/1)	Standardisering
Global kroppskondition $_{n-x}$	Förklarande	Standardiserade residualen av en linjär regression av den log-transformerade uppskattade vikten vid kläckning som en funktion av det log-transformerade underarmbenets längd för alla i Tvärminne fångade ådor genom tiderna	Standardisering
Relativ huvudvolym	Förklarande	Standardiserade residualen av en linjär regression av den log-transformerade medelhuvudvolymen som en funktion av det log-transformerade underarmbenets längd	Standardisering
FID	Förklarande	<i>Flight Initiation Distance</i> : Ådans flyktavstånd (m) då forskaren närmar sig boet på ett standardiserat sätt	Standardisering

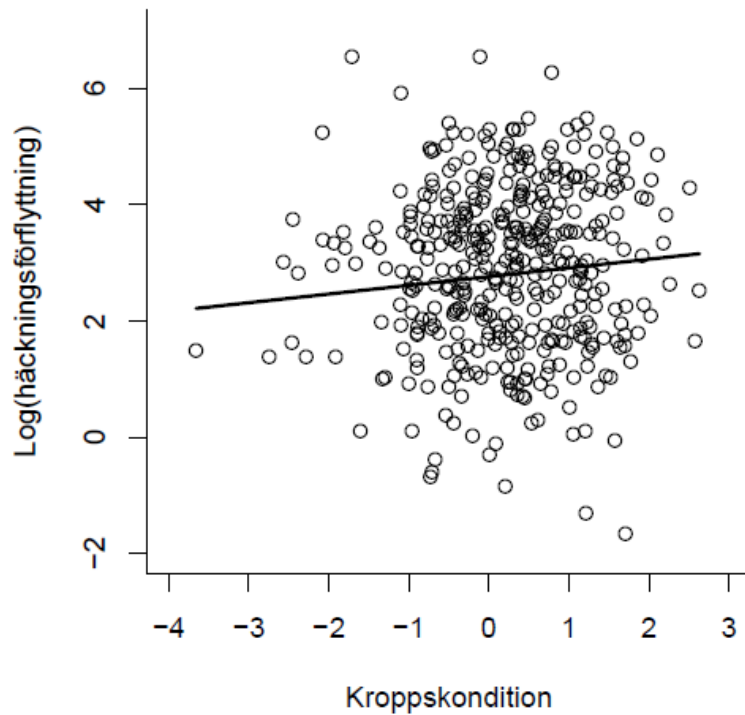
3 Resultat

3.1 Häckningsförflyttning under på varandra följande år inom samma holme

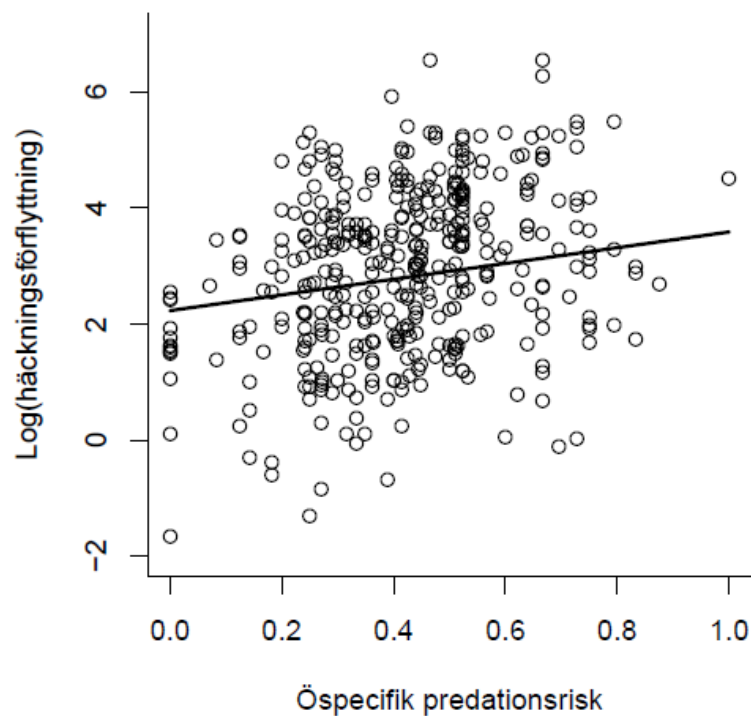
Häckningsförflyttningen var en signifikant repeterbar individuell egenskap, men repeterbarheten var relativt låg ($R = 0.298$ ($\pm SE = 0.047$), $p < 0.001$; Falconer & Mackay 1996). Ett nästan identiskt estimat för repeterbarheten erhöles också då man kontrollerade för effekten av östorlek som en fast effekt ($R = 0.282$ ($\pm SE = 0.048$), $p < 0.001$). En misslyckad häckning resulterade i större häckningsförflyttning till nästa år (Tabell 5, Figur 2). En högre öspecifik slutlig bopredationsrisk föregående år ökade också på häckningsförflyttningen nästa år (Tabell 5, Figur 3). Häckningsförflyttningen inom ön ökade också då ådans kroppskondition var hög året då förflyttningen observerades (Tabell 5, Figur 4). Dessutom fanns det en signifikant interaktion mellan den relativa huvudvolymen och östorlek på så sätt att häckningsförflyttningen hos ådor med större relativ huvudvolym reagerade kraftigare på öns storlek samtidigt som de ådorna med mindre relativ huvudvolym uppvisade mer likartade förflyttningsavstånd oberoende av storleken på häckningshabitatet (Figur 5).

Tabell 5. Slutlig modell efter modellselektion av ådors häckningsförflyttning inom samma holme under på varandra följande år. I tabellen anges förklarande variabler, sampelstorlek (observationer/antalet individuella ådor), parameterestimater och dess standardfel, frihetsgrader, t- och P-värden.

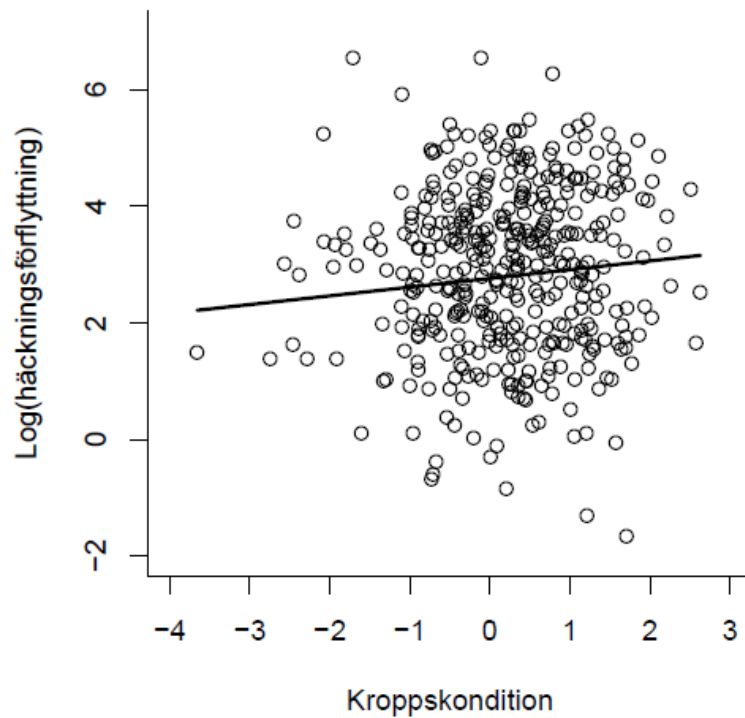
Förklaringsvariabler	N	Estimat	Standardfel	df	t-värde	P-värde
Häckningsframgång _{n-1}	401	-0.442	0.143	390.7	-3.095	0.002
Öpredation 2 _{n-1}	401	1.354	0.373	390.6	3.627	< 0.001
Log(Öarea)	401	0.392	0.061	184.4	6.397	< 0.001
Global	401	0.150	0.073	357.5	2.059	0.04
kroppskondition _n						
Relativ huvudvolym	401	-2.134	0.713	169	-2.994	0.003
Öarea × Relativ huvudvolym	401	0.209	0.070	172.9	3.010	0.003



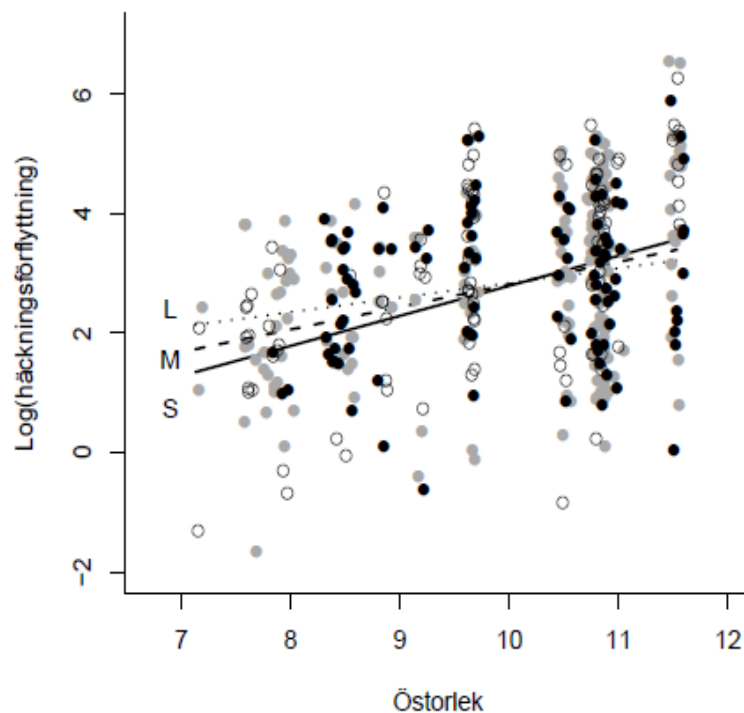
Figur 2. Avståndet för häkningsförflyttningen var signifikant längre för ådor som misslyckats med sin häkning (=0) än för ådor som lyckats med sin häkning (=1) föregående häkningssäsong. Låddiagrammet anger medianen, undre och övre kvartilen samt minimum och maximum.



Figur 3. Avståndet för häkningsförflyttningen ökade signifikant när den öspecifika slutliga bopredationsrisken var högre året innan.



Figur 4. Avståndet för häckningsförflyttningen ökade då ådens kroppskondition var bättre det år förflyttningen observerades.



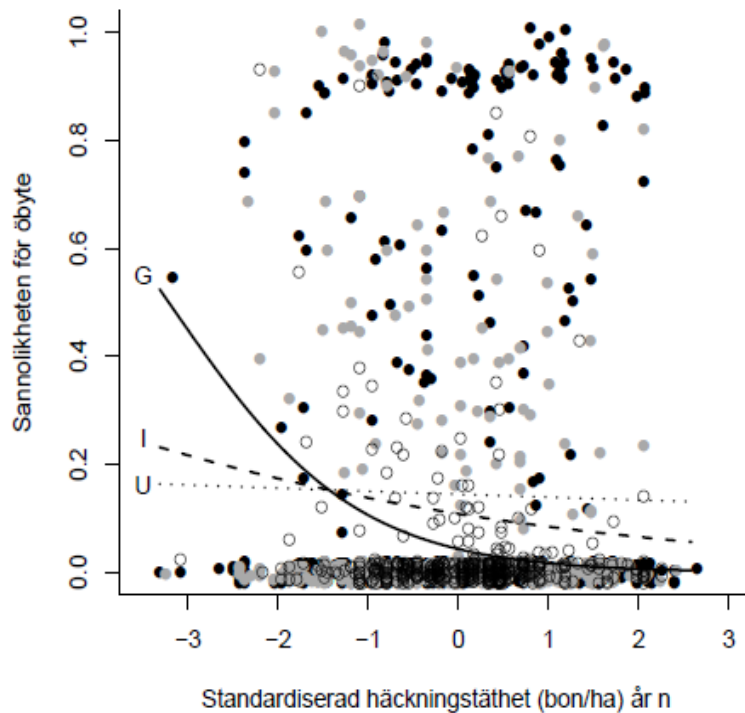
Figur 5. Förflyttningsavståndet hos ådor med större relativ huvudvolym reagerade kraftigare på öns storlek (ha, log) medan ådorna med mindre relativ huvudvolym uppvisade mer likartade förflyttningsavstånd oberoende av storleken på häckningshabitatet (L=liten-, M=medel-, S=stor relativ huvudvolym). Prickade linjen (L) motsvarar svarta punkter och första kvartilen (0.25). Streckade linjen (M) motsvarar gråa punkter och medianen (0.5). Svarta linjen (S) motsvarar öppna punkter och tredje kvartilen (0.75).

3.2 Öbyte på en större spatial och tidsmässig skala (1990-2017)

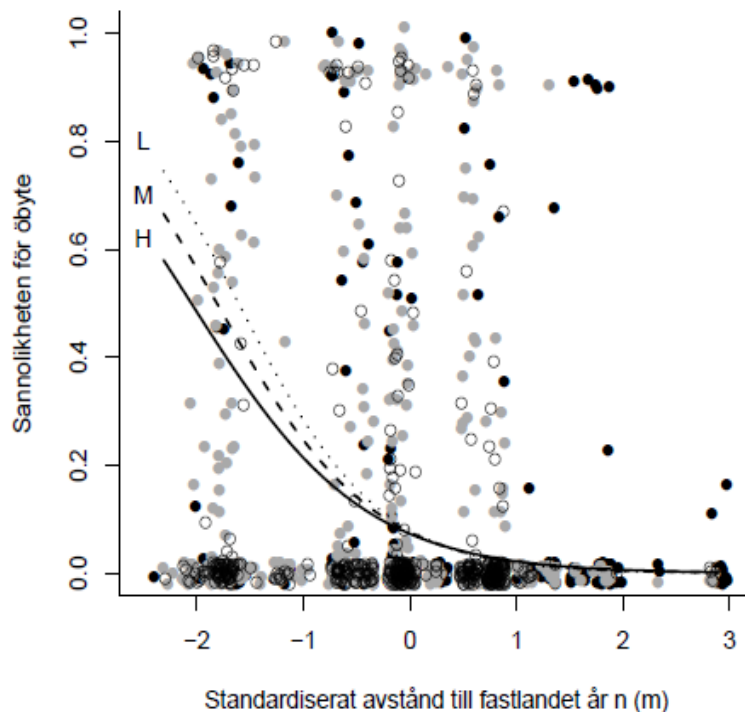
Hög häckningstäthet var associerat med lägre sannolikhet för att öbyte skett och detta negativa samband var starkast för äldre ådor (signifikant interaktion ålder \times häckningstäthet_n; Tabell 6, Figur 6). Däremot tenderade det negativa sambandet mellan häckningstäthet och öbytessannolikhet att försvagas om den årliga predationsrisken varit hög för det år förflyttningsbeslutet gjordes (trendvisande interaktion årlig predation_n \times häckningstäthet_n; Tabell 6). Sannolikheten för att öbyte skett var också större desto närmare fastlandet ön är som ådan häckade på. Denna effekt tenderade dock att vara svagare då den årliga predationsrisken på häckande ådor var högre för det år när häckningsförflyttningen gjordes (signifikant interaktion avstånd till fastland_{nlog} \times årlig predation_n; Tabell 6, Figur 7). I enlighet med mina förhandsförväntningar (se 2.3.2) skedde öbyte desto sannolikare ju fler år som hunnit gå mellan observationerna (Tabell 6).

Tabell 6. Slutlig modell efter modellselektion av ådors öbyte från 1990 till 2017. I tabellen anges förklarande variabler, sampelstorlek (totala antalet unika ådor 786), estimat, standardfel, z- och P-värden.

Förklaringsvariabler	N	Estimat	Standardfel	z-värde	P-värde
Log(Häckningstäthet _n)	1686	-0.590	0.287	-2.058	0.04
Avstånd till fastland _n	1686	-1.166	0.347	-3.362	<0.001
Ålder _{n-1}	1686	-1.041	0.341	3.053	0.002
Årlig predation _n		-0.209	0.298	-0.701	0.48
År mellan observationerna	1686	0.714	0.209	3.415	<0.001
Häckningstäthet _{nlog} \times Ålder _{n-1}	1686	-0.724	0.293	-2.475	0.01
Häckningstäthet _{nlog} \times Årlig predation _n	1686	0.617	0.316	1.956	0.051
Avstånd till fastland _n \times Årlig predation _n	1686	0.630	0.300	2.102	0.04



Figur 6. Hög häckningstäthet år n var associerat med lägre sannolikhet för att öbyte skett. Denna effekt var starkast för äldre individer (U=ung-, I= intermediär ålder-, G=gammal individ). Prickade linjen (U) motsvarar svarta punkter och första kvartilen (0.25). Streckade linjen (I) motsvarar gråa punkter och medianen (0.5). Svarta linjen (G) motsvarar öppna punkter och tredje kvartilen (0.75).



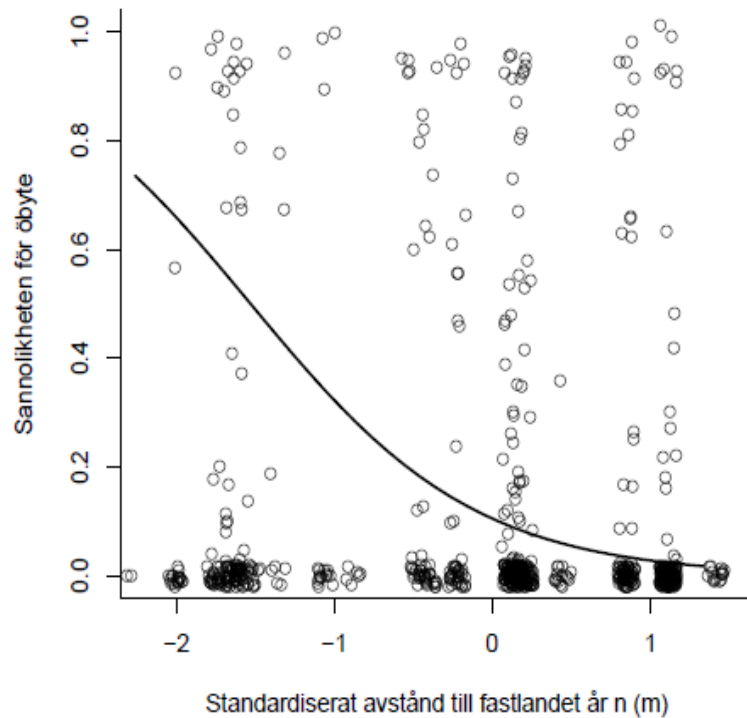
Figur 7. Sannolikheten för att öbyte skett var större desto närmare fastlandet ådan häckade. Effekten försvagades då den årliga predationsrisken var högre det år häckningsförflyttningen gjordes (L=liten-, M=medel-, H=hög predation). Prickade linjen (L) motsvarar svarta punkter och första kvartilen (0.25). Streckade linjen (M) motsvarar gråa punkter och medianen (0.5). Svarta linjen (H) motsvarar öppna punkter och tredje kvartilen (0.75).

3.3 Öbyte ur individuellt perspektiv (2003-2017)

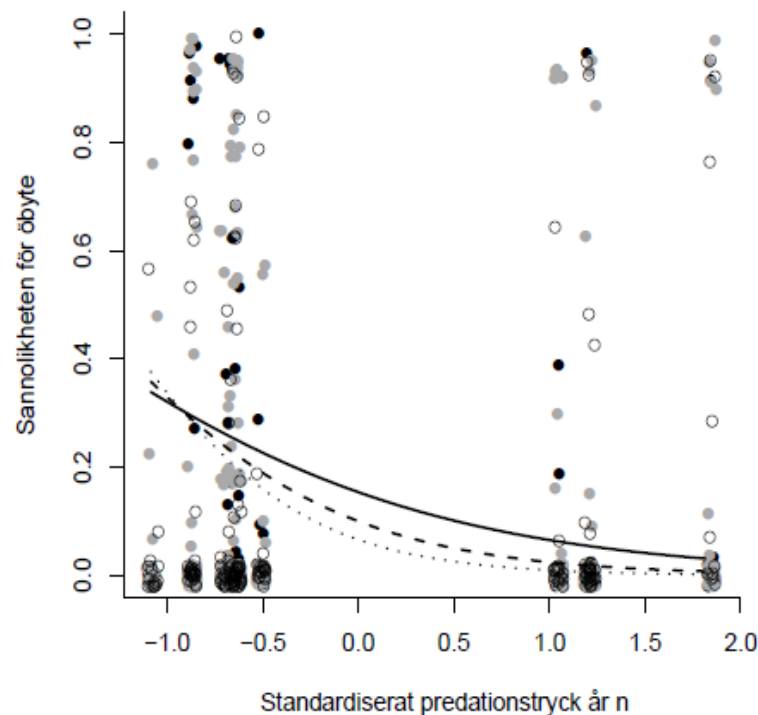
Häckning närmare fastlandet var förknippad med högre sannolikhet att öbyte skett från föregående observerade häckning (Tabell 7, Figur 8). Ett ökat årligt predationstryck på ådorna det år förflyttningen skedde (n) minskade i allmänhet sannolikheten för öbyte. Ådor med större relativ huvudvolym bytte oftare ö då predationstrycket var högt än ådor med mindre relativ huvudvolym, men skillnaderna försvann när det årliga predationstrycket var lågt (årlig predation_n × relativ huvudvolym; Tabell 7, Figur 9). Sannolikheten för öbyte minskade då den årliga predationen var hög det år förflyttningsbeslutet gjordes; denna effekt förstärktes då även öpredationsrisken var hög på den ö ådan häckade på (Tabell 7, Figur 10). Sämre kroppscondition ökade sannolikheten för att ådan byter till en ny ö nästa år (Tabell 7, Figur 11). Även misslyckad häckning ökade sannolikheten att ådan byter häckningsholme till nästa år (Tabell 7, Figur 12). Den signifikanta interaktionen mellan öspecifik bopredation och huvudvolym visade att endast ådor med stor huvudvolym tenderade att ha bytt ö vid hög öspecifik predationsrisk. För de övriga huvudstorlekskategorierna var sannolikheten för öbyte oberoende av öspecifik predationsrisk, eller tenderade att minska en aning med ökande predation (Tabell 7, Figur 13). Sannolikheten för öbyte var även större desto fler år det är mellan observationerna (Tabell 7).

Tabell 7. Slutlig modell efter modellselektion av ådors öbyte från 2003 till 2017. I tabellen anges förklarande variabler, sampelstorlek (totala antalet unika ådor 320), frihetsgrader, estimat, standardfel, z- och P-värden.

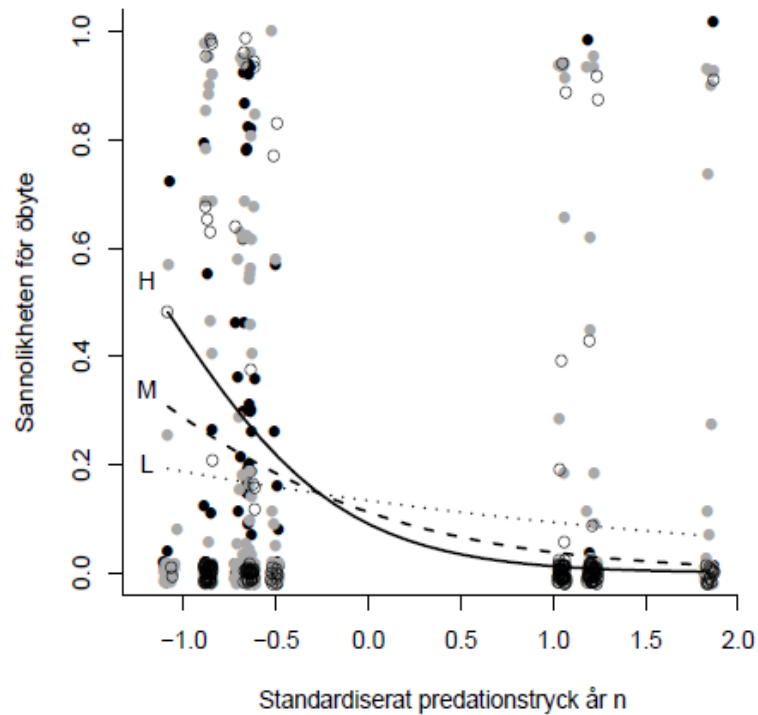
Förklaringsvariabler	N	Estimat	Standardfel	z-värde	P-värde
Avstånd till fastland _n	784	-1.399	0.516	-2.710	0.007
Årlig predation _n	784	-1.421	0.413	-3.440	<0.001
Global kroppscondition _{n-1}	784	-0.810	0.398	-2.039	0.042
År mellan observationerna	784	0.916	0.334	2.742	0.006
Häckningsframgång _{n-1}	784	-0.962	0.355	-2.713	0.007
Öpredation 1 _n	784	-0.194	0.347	-0.558	0.578
Relativ huvudvolym	784	0.749	0.661	1.134	0.257
Årlig predation _n × Relativ huvudvolym	784	0.809	0.409	1.975	0.048
Öpredation 1 _n × Relativ huvudvolym	784	0.968	0.432	2.240	0.025
Årlig predation _n × Öpredation 1 _n	784	-1.466	0.431	-3.404	<0.001



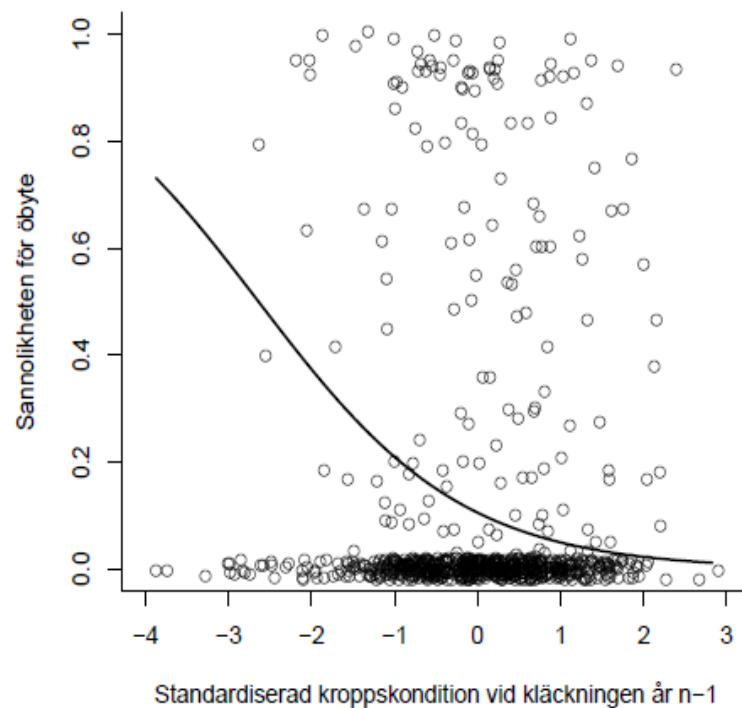
Figur 8. Häckning närmare fastlandet var förknippad med högre sannolikhet att öbyte skett från föregående observerade häckning.



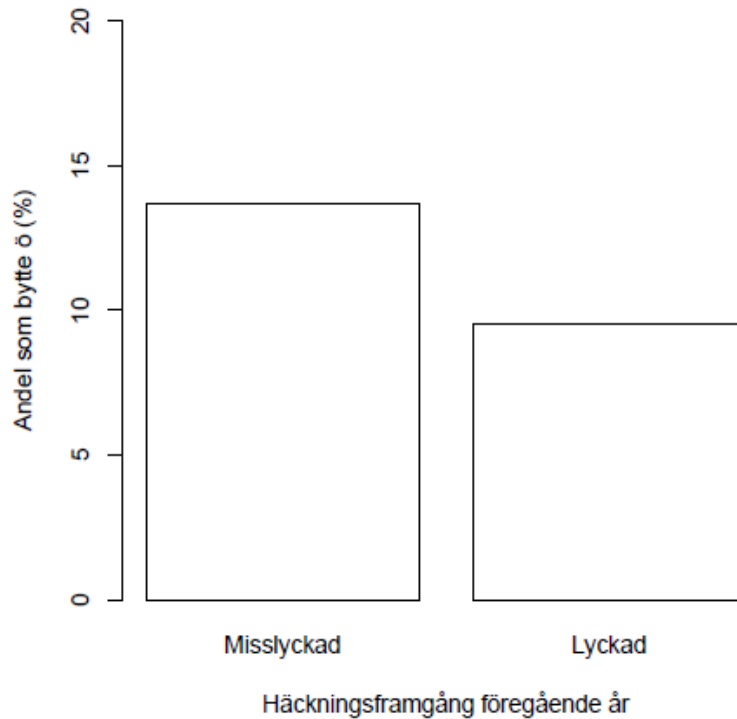
Figur 9. Ett ökat årligt predationstryck på ådorna det år förflyttningen skedde (n) minskade i allmänhet sannolikheten för öbyte. Ådor med större huvudvolym bytte oftare ö under det högre predationstrycket, men skillnaden försvann när det årliga predationstrycket var lågt (Prickad linje=liten, streckad linje=mellanstor-, svart linje=stor huvudvolym). Prickade linjen motsvarar svarta punkter och första kvartilen (0.25). Streckade linjen motsvarar gråa punkter och medianen (0.5). Svarta linjen motsvarar öppna punkter och tredje kvartilen (0.75).



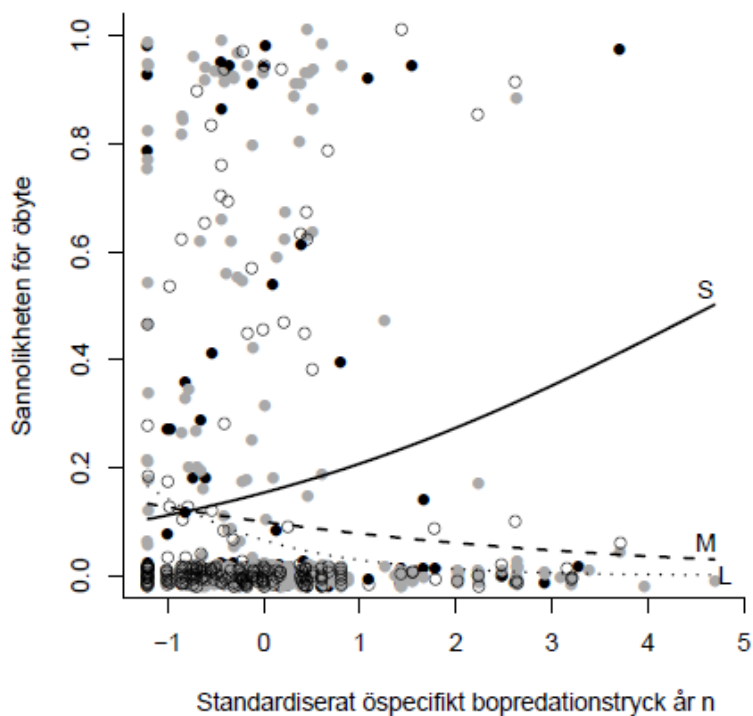
Figur 10. Sannolikheten för öbyte minskade då den årliga predationen var hög och denna effekt förstärktes då den öspecifika predationsrisken var hög (L=liten-, M=medel-, H=hög öspecifik predationsrisk). Prickade linjen (L) motsvarar svarta punkter och första kvartilen (0.25). Streckade linjen (M) motsvarar gråa punkter och medianen (0.5). Svarta linjen (H) motsvarar öppna punkter och tredje kvartilen (0.75).



Figur 11. Sämre kroppskondition år n-1 ökade sannolikheten för öbyte till nästa år.



Figur 12. Misslyckad häckning år n-1 ledde till större sannolikhet för öbyte.



Figur 13. Endast ådor med stor relativ huvudvolym tenderade att ha bytt ö vid hög öspecifik predationsrisk. För de övriga huvudstorlekskategorier är sannolikheten för öbyte i praktiken oberoende av öspecifik predationsrisk (L=liten-, M=medel-, S=stor relativ huvudvolym). Prickade linjen (L) motsvarar svarta punkter och första kvartilen (0.25). Streckade linjen (M) motsvarar gråa punkter och medianen (0.5). Svarta linjen (S) motsvarar öppna punkter och tredje kvartilen (0.75).

4 Diskussion

4.1 Predationsriskens och habitatets inverkan på häckningsförflyttningen

Predationsrisk inverkade på häckningsförflyttningen så att en högre predationsrisk ökade på häckningsförflyttningen inom holmen. Mina resultat visade nämligen att den slutliga öspecifika bopredationen året innan ökade häckningsförflyttningen inom holmen nästa år (Figur 3). Resultatet överensstämmer med strategin ”*win-stay, lose-switch*” på så sätt att om häckningen misslyckas så byter honan häckningsplats till nästa år (Nowak & Sigmund 1993). Indirekt antyder resultatet att ejderns häckningsmiljö är relativt förutsägbar beträffande variationen i predationsrisk, annars skulle strategin ”*always stay*” vara mer lönsam (Switzer 1993).

Dock verkade en hög årlig predationsrisk det år förflyttningen gjordes minska häckningsförflyttningen med tanke på öbyte eftersom mina resultat visade att ett högt årligt predationstryck minskade på sannolikheten att en åda byter häckningsholme (Figur 7, Figur 9, Figur 10). Det verkar alltså som om ådorna är medvetna om den höga predationsrisken och väljer att istället stanna på samma häckningsholme. Faktum är att trots att predationsrisken kan variera så uppvisar den ändå en viss grad av förutsägbarhet ur ett spatialt perspektiv (Öst et al. 2011). Dock går det att spekulera om häckningsmiljön verkligen är så förutsägbar eftersom ådorna i högre grad verkar förlita sig på strategin ”*always stay*” (jmf. Switzer 1993) när den årliga predationsrisken är hög, i och med att de inte byter häckningsholme lika ofta under farliga år. Det kunde vara så att häckningsframgången är spatialt förutsägbar, men tidsmässigt relativt oförutsägbar. Dock kunde effekten också förklaras med att kunskap om häckningsplatsen går förlorad om ådan byter holme (Yoder et al. 2004). Detta kunde resultera i ett större hopp ut i det okända än när häckningen sker endast inom samma holme samt att häckningsresultatet kunde försämrats p.g.a. fördröjning av häckningen (Öst et al. 2011, Jaatinen & Öst 2016). Dessa faktorer i samband med hög årlig predationsrisk det år förflyttningen görs, kunde göra det mer fördelaktigt för en åda att stanna på samma häckningsholme. Dock skedde öbyte mer sannolikt när den årliga predationsrisken var låg det år förflyttningen gjordes ifall den öspecifika predationsrisken var hög (Figur 10). Följaktligen går det att påstå att häckningsförflyttningen har ökat i takt med att predationstrycket ökat, åtminstone när häckningsförflyttning inom ön beaktas, men att högre predationsrisk överlag i hela området verkar ha en hämmande effekt på sannolikheten att byta ö (Öst et al. 2011, Öst et al. 2018, denna studie). Mina resultat antyder alltså att förflyttning inom ön och öbyte är

två olika processer som inte nödvändigtvis är kopplade på samma sätt till predationsrisk. Predationsrisken är mer förutsägbar mellan öar än mellan år (Öst et al. 2011), vilket kan vara en bidragande orsak till att strategin ”win-stay, lose-switch” är en mer lönsam strategi då det gäller förflyttning inom ön än mellan ön.

Häckningsförflyttningen tenderade att ske i riktning mot fastlandet eftersom resultaten i denna studie visar att efter öbyte var det mer sannolikt att ådan häckade närmare fastlandet än tidigare (Figur 8). Resultatet kunde dock förklaras av att ådor som häckar långt ut i skärgården helt enkelt har färre alternativa häckningsöar runt omkring sig och i princip tvingas att förflytta sig mot fastlandet när de verkligen har beslutat att förflytta sig. Det som talar emot detta är att jag även testade för öns exponering och denna variabel hade ingen signifikant effekt på sannolikheten för öbyte. Dock verkade även öbyte vara mer sannolikt desto närmare fastlandet ådan häckade (Figur 7). Detta kunde också bero på att ådan då har fler alternativa häckningsholmar runt sig, men även här talar den icke signifikanta effekten av öns exponering emot detta. Därmed kunde resultatet troligare förklaras av att predationsrisken har ökat och både predationstrycket på häckande ådor samt bopredationsrisken är högre på öppna öar än på skogsholmar (Öst et al. 2018). Det här kunde vara orsaken att ådorna väljer ett häckningshabitat som är närmare fastlandet och har lägre predationsrisk. Dessutom kunde det vara så att häckningshabitat närmare fastlandet har en avskräckande effekt på örnaktiviteten p.g.a. den s.k. ”fågelskrämmaeffekten” (eng. *scarecrow effect*) som mänsklig närvaro och bosättning kan ha (Leighton et al. 2010). Till exempel på ön Bengtskär, sydväst om Hangö, är ejderns populationstrend positiv när den för det mesta är negativ på andra ställen, och det här kunde just bero på att turismaktiviteten på ön har en avskräckande effekt på rovdjur såsom havsörnen (Fox et al. 2015).

Däremot påverkade inte boets täckningsgrad häckningsförflyttningen. Antagandet var att förflyttningen kunde ske från öppna skär till skogbevuxna holmar bland annat p.g.a. att havsörnspredationen ökat, men skogstäckets signifikanta effekt kunde inte mätas eftersom variabeln togs bort ur den slutliga analysen eftersom den uppvisade multikollinearitet med öns area. Det uppkom inte heller någon signifikant effekt för boets täckningsgrad gällande sannolikheten för öbyte. Resultaten kan bero på att öbyte är relativt sällsynt och därför sker det mesta av förflyttningen inom holmar, som är relativt homogena beträffande hur boets täckningsgrad är i genomsnitt. Det finns dock experimentella bevis från studieområdet som visar att boets täckningsgrad påverkar sannolikheten för partiell bopredation under speciellt tidig häckningsfas då ådan ännu inte ruvar på äggen (Öst et al. 2008b). Därför kunde man

tänka sig att det finns en större chans för att häckningen misslyckas i öppna bon, vilket i sin tur förväntas öka häckningsförflyttningen enligt ”win-stay, lose-switch” strategin, men jag fann ingen direkt koppling mellan boets täckningsgrad och sannolikheten för öbyte.

Emellertid har det visats att erfarna ådor häckar på platser där boets täckningsgrad är högre (Öst & Steele 2010). På grund av att yngre individer även misslyckas med sin häckning oftare än äldre (Limmer & Becker, 2007) samt att de därmed har en längre häckningsförflyttning (Öst et al. 2011) är det intressant att täckningsgraden trots allt inte uppvisade en signifikant inverkan. Det kunde vara så att täckningsgraden i sig kanske inte direkt påverkar spridningsbenägenheten, utan att individer med olika egenskaper väljer olika mikrohabitat. Det är dessa individuella egenskaper som istället styr spridningen (D’Alba et al. 2011).

4.2 Individuella egenskapernas påverkan på häckningsförflyttningen

Kroppskonditionen påverkade häckningsförflyttningen på så sätt att de ådor som hade bättre kroppskondition det år förflyttningen gjordes ofta flyttade en längre distans inom ön (Figur 4). En möjlig förklaring till detta kunde vara att ådor i bättre kroppskondition häckar tidigare (Öst et al. 2011) vilket gör att det borde finnas mer ledigt häckningshabitat tillgängligt på ön, och därmed rör sig dessa ådor mera på sig eftersom de har större friheter att välja sin häckningsplats. Dock har det tidigare konstaterats för studieområdet att direkt konkurrens om boplatser inte är trolig (Öst et al. 2008b, Öst & Steele 2010).

Samtidigt tenderade de ådor som hade sämre kroppskondition föregående häckningsår byta ö till nästa häckningsår (Figur 11). De ådor som hade sämre kroppskondition föregående häckningsår och bytte ö till nästa häckningsår hade troligen större risk att misslyckas med sin häckning det tidigare året eftersom sannolikheten är större att misslyckas med sin häckning om kroppskonditionen är sämre (Barbraud & Chastel 1999, Reid et al. 2000, Lehikoinen et al. 2010). Den misslyckade häckningen kunde bero på att kroppskonditionen påverkar ruvningens varaktighet eftersom individer med bättre kondition ofta har en mer varaktig ruvning än individer med sämre kondition (Ardia & Clotfelter 2007). Det här i sin tur kunde bero på att individer i sämre kondition lämnar boet oftare för att dricka (Wiebe & Martin 1997, Gorman & Nager 2003). Dessutom är det mer sannolikt att ådor med sämre kroppskondition överger kullen (Blums et al. 1997). Dessa faktorer kan gemensamt påverka häckningsframgången eftersom en större frånvaro från boet ökar på bopredationen (Wiebe & Martin 1997). En misslyckad häckning i sin tur gör att häckningsförflyttningen är längre (Clark & Shutler 1999, Öst et al. 2011, denna studie).

I min studie hade den relativa huvudvolymen, som utgör ett index för kognitiv förmåga, en påverkan på häckningsförflyttningen så att ådor som hade större relativ huvudvolym förflyttade sig mindre, speciellt på små öar, medan ådor med mindre huvudvolym förflyttade sig mera på små öar. Dock förflyttade sig ådor med större huvudvolym t.o.m. mera än de med mindre huvudvolym på större öar (Figur 5). Resultatet antyder att häckningsförflyttningens längd påverkas mer av storleken på häckningshabitatet hos individer med högre kognitiv förmåga än hos individer med lägre kognitiv förmåga. Det verkar som ådorna med större huvudvolym tar bättre vara på chansen till rörlighet en större ö kan erbjuda samtidigt som ådorna med mindre huvudvolym är mer låsta vid sitt boplatssval trots att möjligheterna för förflyttning förväntas öka med ökande östorlek. Den här flexibiliteten kunde vara ett sätt för de storhuvade ådorna att bättre klara av predationsrisken på öarna eftersom högre kognitiv förmåga gör att individer klarar av förändringar i predationsrisken bättre än de med lägre kognitiv förmåga (Berger et al. 2001, Sol et al. 2005). Alternativt kunde det vara så att ådorna med större huvudvolym är helt enkelt bättre på att hitta säkra boplatser även då häckningshabitatet är begränsat till sin storlek. En säker boplatssval innebär mindre boförluster, vilket i sin tur förväntas minska på häckningsförflyttningen enligt ”win-stay, lose-switch”-strategin (Nowak & Sigmund 1993, Switzer 1993).

Dessutom bytte ådor med större huvudvolym ö mer sannolikt under högre öspecifik predationsrisk (Figur 13) och under högre årlig predationsrisk (Figur 9) än ådor med mindre relativ huvudvolym. Orsaken till resultaten kunde vara att eftersom ådor med större relativ huvudvolym kopplats till bättre förmåga att invadera ett nytt habitat (Sol et al. 2005), kunde det vara så att individer med större relativ huvudvolym är mer benägna att byta häckningsholme än individer med mindre relativ huvudvolym. Den större förmågan att klara sig i ett nytt habitat kan i sin tur avspejla bättre förutsättningar att klara av utmanande, krävande eller nya situationer (i det här specifika fallet att året generellt är farligt) i enlighet med den s.k. kognitiva buffert-hypotesen (Sol 2009).

Djävhet som en individuell egenskap verkade däremot inte påverka häckningsförflyttningen, fastän det kunde tänkas att mer djärva individer skulle ha längre häckningsförflyttning (Myles-Gonzalez et al. 2015) eftersom djärva individer utforskar omgivningen i större grad och därmed har större spridningsbenägenhet (Dingemanse et al. 2003, Korsten et al. 2013). Det här kunde bero på att djävhet är länkad till täckningsgraden av boet, så att det är oftast de djärva individerna som häckar i mer täckta habitat (Selmann et al. 2014). Då kan man undra om det täckta habitatet i sig möjliggör djävheten mer än att den personliga egenskapen

påverkar i hurudan täckningsgrad ådan häckar. Till detta går det att konstatera att valet av häckningshabitat inte enbart är kopplat till djärvhet, utan också till stressfysiologiska responser (stressinducerad kortikosteronrespons och temperaturstegring; Selmann et al. 2014) och för sådana fysiologiska parametrar är det mindre troligt att habitatet i sig skulle styra responsens styrka. Dessutom har det visats att individer som häckar i täckta bon och öppna bon har varierande egenskaper och avviker från varandra beträffande flera aspekter, såsom individuell kvalitet och personlighet. Med andra ord är det inte habitatet som primärt formar häckarens egenskaper och beteendeprocesser, utan individer med olika egenskaper skiljer sig beträffande sina boplatpreferenser (D'Alba et al. 2011). Såsom tidigare konstaterats är bonas täckningsgrad på holmar relativt homogen och öbyte är relativt sällsynt. Därmed kunde kopplingen mellan djärvheten och täckningsgrad förklara att djärvhet inte påverkade häckningsförflyttningen samt att andra faktorer även påverkar valet av boplat.

Dock kan djärvhet mätas på olika sätt; som en respons på nya föremål/omgivningar eller som respons på hotfulla stimuli (Carter et al. 2012). Därmed kunde en annan och mer trolig förklaring till resultatet vara att kopplingen mellan djärvhet som respons på hotfull stimuli (hur djärvhet mättes i denna studie) och spridningsbenägenhet inte är uppenbar, men att det kunde finnas en koppling mellan djärvhet mätt som respons på nya föremål/omgivningar och spridningsbenägenhet.

4.3 Inverkan av ålder och tidigare häckningsframgång på häckningsförflyttningen

Yngre ådor bytte ö mer sannolikt än äldre ådor (Tabell 6), något som kan bero på att yngre ådor har sämre häckningsframgång (Öst & Steele 2010). Yngre individer har mindre häckningserfarenhet och inleder ofta häckningen senare, så också hos ejdern (Baillie & Milne 1982), men de har ofta även mindre lagrat kroppsfett och båda dessa faktorer kunde leda till att de yngre individerna är mindre framgångsrika i sin häckning (Hepp & Kennamer 1993, Limmer & Becker, 2007). Mindre mängd kroppsfett kunde bero på att de yngre individerna har en sämre häckningsplats än de äldre individerna (Ferrer & Bisson 2003). Det är dock mer sannolikt att äldre ådor bytte ö när förflyttningen skedde från en lågtäthetskoloni till en högtäthetskoloni (Figur 6). Orsaken till detta kunde vara att äldre individer har bättre kännedom om området (Yoder et al. 2004) och söker sig till de områden med hög häckningstäthet eftersom det indikerar ett område där den relativa häckningsframgången är högre (Clark & Shutler 1999).

Mina resultat visade även att tidigare häckningsframgång påverkade häckningsförflyttningen på så sätt att en misslyckad häckning ökade avståndet på häckningsförflyttningen inom ön (Figur 2) och att sannolikheten för öbyte var högre efter en misslyckad häckning (Figur 13). Resultaten överensstämmer med tidigare resultat (Öst et al. 2011) och går hand i hand med teorin ”win-stay, lose-switch” som förutspår att om häckningen lyckas så väljer ådan att häcka på samma ställe nästa år, medan om häckningen misslyckas så byter honan häckningsplats till nästa år (Switzer 1993, Hoover 2003).

4.4 Sociala informationens inflytande på häckningsförflyttningen

Det öspecifika predationsindexet indikerar att om den egna häckningen misslyckats så är häckningsförflyttningen större. Indexet kan även belysa artfrändernas häckningsframgång och antyder därmed också att om häckande grannar misslyckades med sin häckning var distansen för häckningsförflyttningen längre (Figur 3). Det vill säga om andelen plundrade bon på ön överlag är större så påverkar det häckningsförflyttningen så att avstånden för flyttningen blir längre. Ifall bara den egna häckningsframgången skulle ha betydelse, skulle man inte förvänta sig signifikanta effekter av öspecifik bopredation på förflyttningsavståndet.

Sannolikheten för öbyte var även större när öpredationsrisken var högre ifall den årliga predationsrisken var låg det år häckningen gjordes (Figur 10). Om den årliga predationsrisken är låg så indikerar det att det troligen är mera säkert på en annan holme och det kan betyda att ådor byter ö tidigt i häckningssäsongen om häckande grannar utsätts för predation på den egna ön. Resultatet indikerar även att ådorna inte bara är medvetna om hur det går för de övriga häckande ådorna på den egna ön, utan också har ett begrepp om hur farlig miljön är överlag runt omkring. Det är alltså en form av social information på större spatial skala. Det som är intressant är att tiden mellan ankomst till häckningslokalerna och häckningsstarten inte är korrelerad i denna studiepopulation av ejdrar (Jaatinen et al. 2016). Även om vintrarna blivit allt mildare och därför skulle tillåta en tidigare häckning, så sker häckningen i själva verket progressivt allt senare (Öst et al. 2018). Det här resultatet kunde förklaras med att det tar längre tid att välja boplatz desto farligare habitatet är. Följaktligen använder ådor sig av social information såsom grannars häckningsframgång gällande både häckningsförflyttningens avstånd och öbyte, något som även påvisats i andra studier (Aparicio et al. 2007, Calabuig et al. 2008).

Häckningstätheten påverkade även häckningsförflyttningen så att hög häckningstäthet det år förflyttningen gjordes var associerad med lägre sannolikhet för att öbyte skett (Figur 6). Det

är antagligen så att en hög täthet indikerar ett område som har bra häckningsframgång (Clark & Shutler 1999), och genom att använda social information baserat på artfränders häckningsframgång är ådor mer trogna sin koloni i högtäthetskolonier (Calabuig et al. 2008). Dock kan en låg häckningstäthet i sig indikera att ön i sig har få gynnsamma häckningslokaler eller så har dessa områden en högre predationsrisk (Öst et al. 2011). Det kan även vara så att områden med hög häckningstäthet anses mer skyddade från predation p.g.a. utspädningseffekten och därför skulle häckningsförflyttning vara lägre från högtäthetskolonier (Doligez et al. 2003, Öst et al. 2011). Det har t.ex. visats att det finns ett positivt samband mellan kullstorlek som påverkas av (partiell) bopredation och antalet häckande par på ön (Öst et al. 2008b). Samtidigt påverkas sambandet mellan häckningstäthet och häckningsframgång av det faktum att habitatkvalitet och häckningserfarenhet är kopplade, genom att äldre/erfarna häckare väljer bon som är centralt placerade i den tätaste delen av kolonin (Öst et al. 2008b, Öst & Steele 2010). Denna åldersfördelning som inte är slumpmässig ur spatial hänseende kan bidra till att förhållandet mellan häckningstätheten och häckningsframgången är positiv eftersom erfarna häckare har en högre häckningsframgång (Öst & Steele 2010, denna studie).

4.5 Möjliga felkällor

Analysen av häckningsförflyttning under på varandra följande år inom samma holme kan anses som pålitlig eftersom sampelstorleken var stor ($N=401$). Sampelstorleken var stor även för analysen av öbyte på en större spatial och tidsmässig skala (1990-2017, $N=1686$) och för analysen av öbyte ur individuellt perspektiv (2003-2017, $N=784$). Dock kan de två sistnämnda analysers statistiska styrka och pålitlighet ha äventyrats av det faktum att det allmänt taget var så sällsynt att öbyten observerades. För analysen av öbyte på en större spatial och tidsmässig skala observerades 147 öbyten och för analysen av öbyte ur individuellt perspektiv observerades det 85 öbyten. Så fastän sampelstorleken var stor kan det ändå ha påverkat pålitligheten i dessa analyser eftersom den logistiska regressionens styrka är bäst då frekvensen lyckade och misslyckade utfall är ungefär jämnt fördelad. I dessa analyser där det ena utfallet är anmärkningsvärt sällsynt, ställer det höga krav på analysen, då konventionell logistisk regression i dylika fall kan underskatta sannolikheten för det ovanliga utfallet (King & Zeng 2001). Detta problem kan ha bidragit till vissa märkliga resultat såsom det som illustreras i figur 13, där det verkar finnas anmärkningsvärt få datapunkter där öbyte skett och den standardiserade öspecifika bopredationen är hög. I sådana fall kan enstaka fall få ett oproportionerligt stort inflytande (s.k. inflytelserika datapunkter; eng. *influential data*). Det

kunde ha funnits alternativa analysmetoder, men dessa metoder kan anses väl krävande med tanke på att studien gäller en pro gradu-avhandling.

5 Slutsatser

Sammanfattningsvis antyder resultaten i denna studie att häckningsförflyttningen hos ejder påverkas av predationsrisk, häckningsframgång, kroppskondition, relativ huvudvolym, häckningsmiljö och social information. Hög predationsrisk ökar häckningsförflyttningen inom ön och sannolikheten för att en åda skall byta ö när den öspecifika predationsrisken är hög, men när den årliga predationsrisken är hög minskar sannolikheten för öbyte. Tidigare häckningsframgång minskar distansen på häckningsförflyttningen och sannolikheten för att byta ö. Yngre ådor och individer i sämre kroppskondition byter ö mer sannolikt, men inom holmen har ådor med bättre kroppskondition längre häckningsförflyttningsavstånd. Social information genom artfrändernas häckningsframgång och häckningstäthet uttryckte sig så att artfränders högre häckningsframgång och högre häckningstäthet minskar på häckningsförflyttningen. Häckningsmiljön hade ett inflytande på häckningsförflyttningen genom att ådor häckar närmare fastlandet efter att de bytt ö. Sedan går det att konstatera att flera av dessa faktorer hänger ihop med varandra, där kanske predationsrisken och dess påverkan på häckningsframgången i slutändan kan ses som de mest betydande faktorerna.

Förflyttningsbeteendet är en ytterst viktig mekanism för att arter ska kunna anpassa sig till en förändrad miljö, som förorsakas av klimatuppvärmning, habitatfragmentering och antropogena effekter som ökad predationsrisk p.g.a. introducering av invasiva arter samt re-etablering av toppredatorer i ekosystem. Därför är det viktigt att förstå orsakerna bakom förflyttningsbeteendet för att kunna bevara populationer samt förutspå konsekvenserna av en förändrad miljö på arters överlevnad, kolonisering och utbredning (Paradis et al. 1998, Clobert et al. 2009, Cote et al. 2010). Eftersom ejderpopulationen har minskat de senaste åren så att den numera klassas som utrotningshotad (BirdLife International 2015) och verkar fortsätta att minska (Ekroos et al. 2012a, Öst et al. 2018) skulle det vara viktigt att förstå relevansen av dessa resultat samt att fatta åtgärder innan populationen blir alltför liten. Hoppfullt nog så har åtminstone lokala insatser i skärgården runt Tvärminne tagits, genom att på vårvintern jaga mårddhund (*Nyctereutes procyonoides*) och mink (*Neovison vison*) (Kim Jaatinen, pers. kommunikation). Eftersom dessa arter är främmande och utgör ett hot för ejderns överlevnad nära fastlandet är jakten på dem välkommen, speciellt med tanke på att mina resultat även antyder att förflyttningen oftare sker i riktning mot fastlandet och att dessa

däggdjur är vanligast närmare fastlandet. Till följd av denna jakt kan ejdern förhoppningsvis bättre undgå predation förorsakad av havsörnen genom att kunna häcka närmare fastlandet, där havsörnen skådas mer sällan och där den potentiellt kan skrämmas av mänsklig aktivitet. I långa loppet torde dylika aktiva viltvårdsingrepp kunna öka förutsättningarna för en lyckad häckning av ejdern.

I framtida studier skulle det vara intressant att analysera konsekvenserna av förflyttningen eftersom dessa inte egentligen alls analyserades i denna studie p.g.a. att det skulle ha blivit för mycket att inkludera i en och samma avhandling. Därför skulle det vara ett logiskt nästa steg att analysera ifall ådor som flyttar längre bort eller helt byter holme faktiskt förbättrar sina chanser till lyckad förökning tack vare förflyttning. Det finns några få studier som paradoxalt nog visar att så sällan är fallet (Clark & Shutler 1999). Dessutom skulle det vara intressant att studera om ådor med större relativ huvudvolym faktiskt klarar sig bättre då de bytt häckningsholme jämfört med ådor med liten relativ huvudvolym som också gjort det, vilket vore ett kritiskt test av kognitiva buffert-hypotesen.

Tillkännagivanden

Jag vill tacka mina handledare Markus Öst och Mikael von Numers för handledningen och stödet genom hela gradu-processen. Speciellt vill jag tacka Markus för hjälpen med det statistiska arbetet som gjorde att arbetet framskred och Mikael för stödet med ArcMap-programmet. Dessutom vill jag tacka Kim Jaatinen för den grafiska hjälpen och all den kunskap som du lärt ut i fältarbetet. Jag vill också tacka alla andra medarbetare som medverkat i ejderteamet, ni gjorde varje fältdag trivsamt och roligt.

Jag vill ytterligare tacka Societas pro Fauna et Flora Fennica samt Walter och Andrée de Nottbecks stiftelse för det finansiella stödet.

Referenser

- Aars, J & Ims, R. 2000. Population dynamic and genetic consequences of spatial density-dependent dispersal in patchy populations. *Am Nat* 155: 252-265.
- Aho, K., Derryberry, D & Peterson, T. 2014. Model selection for ecologists: the worldviews of AIC and BIC. *Ecology* 95: 631-636.
- Aiken, L. & West, S. 1991. *Multiple Regression: Testing and Interpreting Interactions*. Newbury Park, CA: Sage.
- Alerstam, T., Bauer, C-A & Roos, G. 1974. Spring migration of eiders *Somateria mollissima* in southern Scandinavia. *Ibis* 116: 194-210.
- Amat, J & Masero, J. 2004 Predation risk on incubation adults constrains the choice of thermally favourable nest site in a plover. *Anim Behav* 67: 293-300.
- Angelier, F., Wiemerskirch, H., Dano, S & Chastel, O. 2007. Age, experience and reproductive performance in a long-lived bird: a hormonal perspective. *Behav Ecol Sociobiol* 61: 611-621.
- Aparicio, J., Bonal, R & Muñoz, A. 2007. Experimental test on public information use in the colonial lesser kestrel. *Evol Ecol* 21: 783-800.
- Ardia, D & Clotfelter, E. 2007. Individual quality and age affect responses to an energetic constraint in a cavity-nesting bird. *Behav Ecol* 18: 259-266.
- Baillie, S & Milne, H. 1982. The influence of female age on breeding in the eider *Somateria mollissima*. *Bird Study* 29: 55-66.
- Barbraud, C & Chastel, O. 1999. Early body condition and hatching success in snow petrel *Pagodroma nivea*. *Polar Biol* 21: 1-4.
- Bartón, K. 2015. MuMIn: Multi-model inference. R package version 1.14.0. <http://CRAN.Rproject.org/package=MuMIn>.
- Beletsky, L & Orians, G. 1987. Territoriality among male red-winged blackbirds. I. Site fidelity and movement patterns. *Behav Eco. Sociobiol* 20: 21-34.

Beletsky, L & Orians, G. 1991. Effects of breeding experience and familiarity on site fidelity in female red-winged blackbirds. *Ecology* 72: 787-796.

Berger, J., Swenson, J & Persson, I-L. 2001. Recolonizing carnivores and naive prey: conservation lessons from pleistocene extinctions. *Science* 291: 1036-1039.

BirdLife International. 2015. European Red List of Birds. Luxembourg: Office for Official Publications of the European Communities.

Blums, P., Mednis, A & Clark, R. 1997. Effect of incubation body mass on reproductive success and survival of two European diving ducks: a test of the nutrient limitation hypothesis. *Condor* 99: 916-925.

Blums, P., Nichols, J., Lindberg, M., Hines, J & Mednis, A. 2003. Factors affecting breeding dispersal of European ducks on Engure Marsh, Latvia. *J Anim Ecol* 72: 292-307.

Blums, P., Nichols, J., Hines, J., Lindberg, M & Mednis, A. 2005. Individual quality, survival variation and patterns of phenotypic selection on body condition and timing of nesting in birds. *Oecologia* 143: 365-376.

Blumstein, D. 2006. Developing an evolutionary ecology of fear: how life history and natural history traits affect disturbance tolerance in birds. *Anim Behav* 71: 389-399.

Bogdanova, M., Nager, R & Monaghan, P. 2007. Age of the incubating parents affects nestling survival: an experimental study of the herring gull *Larus argentatus*. *J Avian Biol* 38: 83-93.

Bolduc, F & Guillemette, M. 2003a. Human disturbance and nesting success of common eiders: interaction between visitors and gulls. *Biol Cons* 110: 77-83.

Bolduc, F & Guillemette, M. 2003b. Incubation constancy and mass loss in common eider *Somateria mollissima*. *Ibis* 145: 329-332.

Bolduc, F., Guillemette, M & Titman, R. 2005. Nesting success of common eiders *Somateria mollissima* as influenced by nest-site and female characteristics in the Gulf of the St. Lawrence. *Wildlife Biol* 11: 273-279.

Boulinier, T & Danchin, E. 1997. The use of conspecific reproductive success for breeding patch selection in terrestrial migratory species. *Evol Ecol* 11: 505-517.

- Boulinier, T., McCoy, K., Yoccoz, N., Gasparini, J & Tveraa, T. 2008. Public information affects breeding dispersal in a colonial bird: kittiwakes cue on neighbours. *Biol Lett* 4: 538-540.
- Bourgeon, S., Criscuolo, F., Bertile, F., Raclot, T., Gabrielsen, G & Massemin, S. 2006. Effects of clutch sizes and incubation stage on nest desertion in the female common eider *Somateria mollissima* nesting in the high Arctic. *Polar Biol* 29: 358-363.
- Bowler, D & Benton, T. 2005. Causes and consequences of animal dispersal strategies: relating individual behaviour to spatial dynamics. *Biol Rev* 80: 205-225.
- Brown, C., Brown, M & Brazeal, K. 2008. Familiarity with breeding habitat improves daily survival in colonial cliff swallows. *Anim Behav* 76: 1201-1210.
- Buechel, S., Boussard, A., Kotrschal, A., van der Bijl, W & Kolm, N. 2018. Brain size affects performance in a reversal-learning test. *Proc R Soc B* 285: 2017-2031.
- Burnham, K & Anderson, D. 2002. *Model selection and multimodel inference: a practical information-theoretic approach*. 2. uppl. Springer-Verlag.
- Bustnes, J & Erikstad, K. 1988. The diets of sympatric wintering populations of common eider *Somateria mollissima* and king eider *S. spectabilis* in northern Norway. *Ornis Fennica* 65: 163-168.
- Calabuig, G., Ortego, J., Cordero, P & Aparicio, J. 2008. Causes, consequences and mechanisms of breeding dispersal in the colonial lesser kestrel, *Falco naumanni*. *Anim Behav* 76: 1989-1996.
- Cam, E., Oro, D., Pradel, R & Jimenez, J. 2004. Assessment of hypotheses about dispersal in a long-lived seabird using multistate capture–recapture models. *J Anim Ecol* 73: 723-736.
- Carter, A., Marshall, H., Heinsohn, R & Cowlshaw, G. 2012. How not to measure boldness: novel object and antipredator responses are not the same in wild baboons. *Anim Behav* 84: 603-609.
- Cauchard, L., Boogert, N., Lefebvre, L., Dubois, F & Doligez, B. 2013. Problem-solving performance is correlated with reproductive success in a wild bird population. *Anim Behav* 85: 19-26.

Chaine, A & Clobert, J. 2012. Dispersal. In Candolin, U & Wong, B (eds). *Behavioural responses to a changing world: Mechanisms and consequences*. pp 63-75. Oxford University Press, Oxford.

Chittka, L., Dyer, A., Bock, F & Dornhaus, A. 2003. Psychophysics: bees trade off foraging speed for accuracy. *Nature* 424: 388.

Chittka, L., Skorupski, P & Raine, N. 2009. Speed–accuracy tradeoffs in animal decision making. *Trends Ecol Evol* 24: 400-407.

Clark, C. 1994. Antipredator behavior and the asset-protection principle. *Behav Ecol* 5: 159-170.

Clark, R & Shutler, D. 1999. Avian habitat selection: pattern from process in nest-site use by ducks? *Ecology* 80: 272-287.

Clobert, J., Danchin, E., Dhondt, A & Nichols, J. (red.) 2001: *Dispersal—Causes, Consequences and Mechanisms of Dispersal at the Individual, Population and Community Level*. Oxford University Press, Oxford.

Clobert, J., Le Galliard, J-F., Cote, J., Meylan, S & Massot, M. 2009. Informed dispersal, heterogeneity in animal dispersal syndromes and the dynamics of spatially structured populations. *Ecol Lett* 12: 197-209.

Cody, M. 1985. *Habitat Selection in Birds*. Physiological Ecology. Academic Press, San Diego, California, USA.

Cole, E., Morand-Ferron, J., Hinks, A & Quinn, J. 2012. Cognitive ability influences reproductive life history variation in the wild. *Curr Biol* 22: 1808-1812.

Collias, N. 1964. The evolution of nests and nest-building in birds. *Amer Zool* 4: 175-190.

Cote, J., Clobert, J., Brodin, T., Fogarty, S & Sih, A. 2010a. Personality-dependent dispersal: characterization, ontogeny and consequences for spatially structured populations. *Phil Trans R Soc B* 365: 4065-4076.

Crawley, M. 2007. *The R book*. Wiley, Chichester.

Criscuolo, F., Gauthier-Clerc, M., Gabrielsen, G & Le Maho, Y. 2000. Recess behaviour of the incubating common eider *Somateria mollissima*. *Polar Biol* 23: 571-574.

D'Alba, L., Spencer, K., Nager, R & Monaghan, P. 2011: State dependent effects of elevated hormones: nest site quality, corticosterone levels and reproductive performance in the common eider. *Gen Comp Endocrinol* 172: 218-224.

Danchin, E & Wagner, R. 1997. The evolution of coloniality: the emergence of new perspectives. *Trends Ecol Evol* 12: 342-347.

Danchin, E & Cam, E. 2002. Can non-breeding be a cost of breeding dispersal? *Behav Ecol Sociobiol* 51: 153-163.

Danchin, E., Boulinier, T & Massot, M. 1998. Conspecific reproductive success and breeding habitat selection: implications for the study of coloniality. *Ecology* 79: 2415-2428.

Daunt, F., Wanless, S., Harris, M & Monaghan, P. 1999. Experimental evidence that age-specific reproductive success is independent of environmental effects. *Proc R Soc B* 266: 1489-1493.

Descamps, S., Bêty, J., Love, O & Gilchrist, G. 2011. Individual optimization of reproduction in a long-lived migratory bird: a test of the condition-dependent model of laying date and clutch size. *Funct Ecol* 25: 671-681.

Dingemanse, N., Both, C., van Noordwijk, A., Rutten, A & Drent, P. 2003. Natal dispersal and personalities in great tits (*Parus major*). *Proc R Soc B* 270: 741-747.

Doligez, B., Danchin, E & Clobert, J. 2002. Public information and breeding habitat selection in a wild bird population. *Science* 297: 1168-1170.

Doligez, B., Cadet, C., Danchin, E & Boulinier, T. 2003. When to use public information for breeding habitat selection? The role of environmental predictability and density dependence. *Anim Behav* 66: 973-988.

Ejsmond, M., Varpe, Ø., Czarnoleski, M & Kozłowski, J. 2015. Seasonality in offspring value and trade-offs with growth explain capital breeding. *Am Nat* 25: 1-58.

Ekroos, J., Öst, M., Karell, P., Jaatinen, K & Kilpi, M. 2012a. Philopatric predisposition to predation-induced ecological traps: habitat-dependent mortality of breeding eiders. *Oecologia* 70: 979-986.

Ekroos, J., Fox, A., Christensen, T., Petersen, I., Kilpi, M., Jónsson, J., Green, M., Laursen, K., Cervencel, A., de Boer, P., Nilsson, L., Meissner, W., Garthe, S & Öst, M. 2012b. Declines amongst breeding eider *Somateria mollissima* numbers in the Baltic/Wadden Sea flyway. *Ornis Fennica* 89: 81-90.

Falconer, D & Mackay, T. 1996. *Introduction to Quantitative Genetics*. 4. uppl. Longman Group Ltd, Harlow.

Fast, P., Gilchrist, G & Clark, R. 2010. Nest-site materials affect nest-bowl use by common eiders (*Somateria mollissima*). *Can J Zool* 88: 214-218.

Ferrer, M & Bisson, I. 2003. Age and territory-quality effects on fecundity in the Spanish imperial eagle (*Aquila adalberti*). *Auk* 120: 180-186.

Forero, M., Donazar, J., Blas, J & Hiraldo, F. 1999. Causes and consequences of territory change and breeding dispersal distance in the black kite. *Ecology* 80: 1298-1310.

Forsman, J., Mönkkönen, M & Hukkanen, M. 2001. Effects of predation on community assembly and spatial dispersion of breeding forest birds. *Ecology* 82: 232-244.

Forstmeier, W & Weiss, I. 2004. Adaptive plasticity in nest-site selection in response to changing predation risk. *Oikos* 104: 487-499.

Fox, A., Jónsson, J., Aarvak, T., Bregnballe, T., Christensen, T., Clausen, K., Clausen, P., Dalby, L., Holm, T., Pavón-Jordán, D., Laursen, K., Lehikoinen, A., Lorentsen, S-H, Moller, A., Nordström, M., Öst, M., Söderquist, P & Therkildsen, O. 2015. Current and potential threats to Nordic duck populations – a horizon scanning exercise. *Ann Zool Fennici* 52: 193-220.

Gauthier, G. 1989. The effect of experience and timing on reproductive performance in buffleheads. *Auk* 106: 568-576.

Gerell, R. 1985. Habitat selection and nest predation in a common eider population in southern Sweden. *Ornis Scand* 16: 126-139.

Gorman, H & Nager, R. 2003. State-dependent incubation behaviour in the zebra finch. *Anim Behav* 65: 745-754.

Gorman, M & Milne, H. 1971. Seasonal changes in the adrenal steroid tissue of the common eider *Somateria mollissima* and its relation to organic metabolism in normal and oil-polluted birds. *Ibis* 113: 218-228.

Greenwood, P. 1980. Mating systems, philopatry and dispersal in birds and mammals. *Anim Behav* 28: 1140-1162.

Greenwood, P & Harvey, P. 1982. The natal and breeding dispersal of birds. *Annu Rev Ecol Syst.* 13: 1-21.

Groscolas, R., Lacroix, A & Robin, J-P. 2008. Spontaneous egg or chick abandonment in energy-depleted king penguins: A role for corticosterone and prolactin? *Horm Behav* 53: 51-60.

Götmark, F., Blomqvist, D., Johansson, O & Bergkvist, J. 1995. Nest site selection: a trade-off between concealment and view of the surroundings? *J Avian Biol* 26: 305-312.

Haas, C. 1998. Effects of prior nesting success on site fidelity and breeding dispersal: An experimental approach. *Auk* 115: 929-936.

Hario, M & Rintala, J. 2009. Age of first breeding in the common eider *Somateria m. mollissima* population in the northern Baltic Sea. *Ornis Fennica* 86: 81-88.

Hobson, K., Jaatinen, K & Öst, M. 2015. Differential contributions of endogenous and exogenous nutrients to egg components in wild Baltic common eiders (*Somateria mollissima*): A test of alternative stable isotope approaches. *Auk* 132: 624-632.

Hoover, J. 2003. Decision rules for site fidelity in a migratory bird, the prothonotary warbler. *Ecology* 84: 416-430.

Jaatinen, Kim, pers. kommunikation (15.5.2018).

Jaatinen, K & Öst, M. 2011. Experience attracts: the role of age in the formation of cooperative brood-rearing coalitions in eiders. *Anim Behav* 81: 1289-1294.

Jaatinen, K & Öst, M. 2016. Brain size-related breeding strategies in a seabird. *Oecologia* 180: 67-76.

Jaatinen, K., Öst, M & Lehikoinen, A. 2011. Adult predation risk drives shifts in parental care strategies: a long-term study. *J Anim Ecol* 80: 49-56.

- Jaatinen, K., Öst, M & Hobson, K. 2016. State-dependent capital and income breeding: a novel approach to evaluating individual strategies with stable isotopes. *Front Zool* 13: 24.
- Jaatinen, K., Møller, A & Öst, M. Annual variation in predation risk is related to the direction of selection for brain size in the wild (Inskickat MS).
- Kauhala, K & Auniola, M. 2001. Diet of racoon dogs in summer in the Finnish archipelago. *Ecography* 24: 151-156.
- Kenyon, J., Smith, B & Butler, R. 2007. Can redistribution of breeding colonies on a landscape mitigate changing predation danger? *J Avian Biol* 38: 541-551.
- Kilpi, M & Lindström, K. 1997. Habitat-specific clutch size and cost of incubation in common eiders, *Somateria mollissima*. *Oecologia* 111: 297-301.
- Kilpi, M., Öst, M., Lindström, K & Rita, H. 2001. Female characteristics and parental care mode in the crèching system of eiders, *Somateria mollissima*. *Anim Behav* 69: 301-306.
- Kim, S., Torres, R & Drummond, H. 2009. Simultaneous positive and negative density-dependent dispersal in a colonial bird species. *Ecology* 90: 230-239.
- King, G & Zeng, L. 2001. Logistic regression in rare events data. *Polit Anal* 9: 137-163.
- Kitaysky, A., Wingfield, J & Piatt, J. 1999. Dynamics of food availability, body condition and physiological stress response in breeding black-legged kittiwakes. *Funct Ecol* 13: 577-584.
- Kitaysky, A., Wingfield, J & Piatt, J. 2001. Corticosterone facilitates begging and affects resource allocation in the black-legged kittiwake. *Behav Ecol* 12: 619-625.
- Korschgen, C. 1977. Breeding stress of female eiders in Maine. *J Wildlife Manage* 41: 360-373.
- Korsten, P., van Overveld, T., Adriaensen, F & Matthysen, E. 2013. Genetic integration of local dispersal and exploratory behaviour in a wild bird. *Nat Commun* 4: 2362.
- Kotrschal, A., Rogell, B., Bundsen, A., Svensson, B., Zajitschek, S., Brännström, I., Immler, S., Maklakov, A & Kolm, N. 2013. Artificial selection on relative brain size in the guppy reveals costs and benefits of evolving a larger brain. *Curr Biol* 23: 168-171.

- Lehikoinen, A., Christensen, T., Öst, M., Kilpi, M., Saurola, P & Vattulainen, A. 2008. Large-scale change in the sex ratio of a declining eider *Somateria mollissima* population. *Wildlife Biol* 14: 288-301.
- Lehikoinen, A., Jaatinen, K & Öst, M. 2010. Do female ornaments indicate quality in eider ducks? *Biol Lett* 6: 225-228.
- Leighton, P., Horrocks, J & Kramer, D. 2010. Conservation and the scarecrow effect: can human activity benefit threatened species by displacing predators? *Biol Cons* 143: 2156-2163.
- Liebezeit, J., Smith, P., Lanctot, R., Schekkerman, H., Tulp, I., Kendall, S., Tracy, D., Rodrigues, R., Meltote, H., Robinson, J., Gratto-Trevor, C., McCaffery, B., Morse, J & Zack, S. 2007. Assessing the development of shorebird eggs using the flotation method: species-specific and generalized regression models. *Condor* 109: 32-47.
- Lima, S. 2009. Predators and the breeding bird: behavioral and reproductive flexibility under the risk of predation. *Biol Rev* 84: 485-513.
- Limmer, B & Becker, P. 2007. The relative role of age and experience in determining variation in body mass during the early breeding career of the common tern (*Sterna hirundo*). *Behav Ecol Sociobiol* 61: 1885-1896.
- Lindén, Andreas, pers. kommunikation (27.2.2018).
- Martin, T. 1988. Processes organizing open-nesting bird assemblages: competition or nest predation? *Evol Ecol* 2: 37-50.
- Martin, T. 1993. Nest predation among vegetation layers and habitat types: revising the dogmas. *Am Nat* 141: 897-913.
- Matthysen, E. 2005. Density-dependent dispersal in birds and mammals. *Ecography* 28: 403-416.
- Meijer, T & Drent, R. 1999. Re-examination of the capital and income dichotomy in breeding birds. *Ibis* 141: 399-414.
- Miller, D., Grand, J., Fondell, T & Anthony, M. 2007. Optimizing nest survival and female survival: consequences of nest site selection for Canada geese. *Condor* 109: 769-780.

- Muller, K., Stamps, J., Krishnan, V & Willits, N. 1997. The effects of conspecific attraction and habitat quality on habitat selection in territorial birds (*Troglodytes aedon*). *Amer Nat* 150: 650-661.
- Myles-Gonzalez, E., Burness, G., Yavno, S., Rooke, A & Fox, M. 2015. To boldly go where no goby has gone before: boldness, dispersal tendency, and metabolism at the invasion front. *Behav Ecol* 26: 1083-1090.
- Nice, M. 1957. Nesting success in altricial birds. *Auk* 74: 305-321.
- Nowak, M & Sigmund, K. 1993. A strategy of win-stay, lose-shift that outperforms tit-for-tat in the Prisoner's Dilemma game. *Nature* 364: 56-58.
- von Numers, M. 1995. Distribution, numbers and ecological gradients of birds breeding on small islands in the Archipelago Sea, SW Finland. *Acta Zool Fennica* 197: 127 s.
- O'Riain, J., Jarvis, J & Faulkes, C. 1996. A dispersive morph in the naked mole-rat. *Nature* 380: 619-621.
- Parker, H & Holm, H. 1990. Patterns of nutrient and energy expenditure in female common eiders nesting in the high Arctic. *Auk* 107: 660-668.
- Poorten, T & Rosenblum, E. 2016. Comparative study of host response to chytridiomycosis in a susceptible and a resistant toad species. *Mol Ecol* 25: 5663-5679.
- Quinn, J & Cresswell, W. 2005. Personality, anti-predation behaviour and behavioural plasticity in the chaffinch *Fringilla coelebs*. *Behaviour* 142: 1377-1402.
- Quinn, J., Cole, E., Patrick, S & Sheldon, B. 2011. Scale and state dependence of the relationship between personality and dispersal in a great tit population. *J Anim Ecol* 80: 918-928.
- R Core Team. 2017. *R 3.4.3: A language and environment for statistical computing*. Vienna, Austria: R foundation for statistical computing.
- Réale, D., Garant, D., Humphries, M., Bergeron, P., Careau, V & Montiglio, P-O. 2010. Personality and the emergence of the pace-of-life syndrome concept at the population level. *Phil Trans R Soc B* 365: 4051-4063.

- Reid, J., Monaghan, P & Ruxton, G. 2000. Resource allocation between reproductive phases: the importance of thermal condition in determining the cost of incubation. *Proc R Soc B* 267: 37-41.
- Ricklefs, R. 1969. An analysis of nestling mortality in birds. *Smithsonian Contrib Zool* 9: 1-48.
- Rutz, C., Whittingham, M & Newton, I. 2006. Age-dependent diet choice in an avian top predator. *Proc R Soc B* 273: 579-586.
- Schieck, J & Hannon, S. 1993. Clutch predation, cover and the overdispersion of nests of the willow ptarmigan. *Ecology* 74: 743-750.
- Seltnmann, M., Öst, M., Jaatinen, K., Atkinson, S., Mashburn, K & Hollmén, T. 2012. Stress responsiveness, age and body condition interactively affect flight initiation distance in breeding female eiders. *Anim Behav* 84: 889-896.
- Seltnmann, M., Jaatinen, K., Steele, B & Öst, M. 2014. Boldness and stress responsiveness as drivers of nest-site selection in a ground-nesting bird. *Ethology* 120: 77-89.
- Sénéchal, É, Béty, J., Gilchrist, G., Hobson, K & Jamieson, S. 2011. Do purely capital layers exist among flying birds? Evidence of exogenous contribution to arctic-nesting common eider eggs. *Oecologia* 165: 593-604.
- Serrano, D., Tella, J., Forero, M & Donazar, J. 2001. Factors affecting breeding dispersal in the facultatively colonial lesser kestrel: individual experience vs. conspecific cues. *J Anim Ecol* 70: 568-578.
- Shutler, D & Weatherhead, P. 1994. Movement patterns and territory acquisition by male red-winged blackbirds. *Can J Zool* 72: 712-720.
- Sih, A & Del Giudice, M. 2012. Linking behavioural syndromes and cognition: a behavioural ecology perspective. *Phil Trans R Soc B* 367: 2762-2772.
- Sol, D. 2009. Revisiting the cognitive buffer hypothesis for the evolution of large brains. *Biol Lett* 5: 130-133.

- Sol, D., Duncan, R., Blackburn, T., Cassey, P & Lefebvre, L. 2005. Big brains, enhanced cognition, and response of birds to novel environments. *Proc Natl Acad Sci USA* 102: 5460-5465.
- Spendelov, J., Nichols, J., Nisbet, I., Hays, H., Cormons, G., Burger, J., Safina, C., Hines, J & Gochfeld, M. 1995. Estimating annual survival and movement rates of adults within a metapopulation of roseate terns. *Ecology* 76: 2415-2428.
- Stephens, P., Boyd, I., McNamara, J & Houston, A. 2009. Capital breeding and income breeding: their meaning, measurement, and worth. *Ecology* 90: 2057-2067.
- Stien, J., Yoccoz, N & Ims, R. 2010. Nest predation in declining populations of common eiders *Somateria mollissima*: an experimental evaluation of the role of hooded crows *Corvus cornix*. *Wildlife Biol* 16: 123-134.
- Stoffel, M., Nakagawa, S & Schielzeth, H. 2017. rptR: Repeatability estimation and variance decomposition by generalized linear mixed-effects models. *Methods Ecol Evol* 8: 1639-1644.
- Sulkava, S., Tornberg, R & Koivusaari, J. 1997. Diet of the white-tailed eagle *Haliaeetus albicilla* in Finland. *Ornis Fennica* 74: 65-78.
- Switzer, P. 1993. Site fidelity in predictable and unpredictable habitats. *Evol Ecol* 7: 533-555.
- Verhulst, S & Nilsson, J-Å. 2008. The timing of birds' breeding seasons: a review of experiments that manipulated timing of breeding. *Phil Trans R Soc B* 363: 399-410.
- Wagner, R. 1993. The pursuit of extra-pair copulations by female birds: a new hypothesis of colony formation. *J Theor Biol* 163: 333-346.
- Wang, Q & Buntin, J. 1999. The roles of stimuli from young, previous breeding experience, and prolactin in regulating parental behaviour in ring doves (*Streptopelia risoria*). *Horm Behav* 35: 241-253.
- Wiebe, K & Martin, K. 1997. Effects of predation, body condition and temperature on incubation rhythms of white-tailed ptarmigan *Lagopus leucurus*. *Wildlife Biol* 3: 219-227.
- Wolf, M., van Doorn, S., Leimar, O & Weissing, F. 2007. Life-history trade-offs favour the evolution of animal personalities. *Nature* 447: 581-584.

- Yoder, J., Marschall, E & Swanson, D. 2004. The cost of dispersal: predation as a function of movement and site familiarity in ruffed grouse. *Behav Ecol* 15: 469-476.
- Öst, M & Kilpi, M. 1998. Blue mussels in the Baltic: good news for foraging eiders, *Somateria mollissima*. *Wildlife Biol* 4: 81-89.
- Öst, M & Steele, B. 2010. Age-specific nest-site preference and success in eiders. *Oecologia* 162: 59-69.
- Öst, M & Jaatinen, K. 2015. Smart and safe? Antipredator behavior and breeding success are related to head size in a wild bird. *Behav Ecol* 26: 1371-1378.
- Öst, M., Smith, B & Kilpi, M. 2008a. Social and maternal factors affecting duckling survival in eiders *Somateria mollissima*. *J Anim Ecol* 77: 315-325.
- Öst, M., Wickman, M., Matulionis, E & Steele, B. 2008b. Habitat-specific clutch size and cost of incubation in eiders reconsidered. *Oecologia* 158: 205-216.
- Öst, M., Lehikoinen, A., Jaatinen, K & Kilpi, M. 2011. Causes and consequences of fine-scale breeding dispersal in a female-philopatric species. *Oecologia* 166: 327-336.
- Öst, M., Selmann, M & Jaatinen, K. 2015. Personality, body condition and breeding experience drive sociality in a facultatively social bird. *Anim Behav* 100: 166-173.
- Öst, M., Lindén, A., Karell, P., Ramula, S & Kilpi, M. 2018. To breed or not to breed: drivers of intermittent breeding in a seabird under increasing predation risk and male bias. *Oecologia* 188: 129-138.